











ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

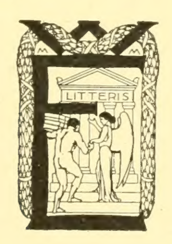
BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTACHTER BAND
MIT 217 FIGUREN IM TEXT UND 18 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1914

1813

Inhalt des hundertachten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 16. Dezember 1913

Zweites Heft

Ausgegeben den 7. Januar 1914

Drittes Heft

Ausgegeben den 27. Januar 1914

Viertes Heft

Ausgegeben den 10. Februar 1914



Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt.

Von

Karl Herbers.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 104 Figuren im Text.

Inhalt.

Die nachstehende Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der *Anodonta cellensis* ist im Zusammenhang mit einer Reihe von Untersuchungen entstanden, die im hiesigen Institut über die Morphologie und Histologie dieser unserer größten Süßwassermuschel angestellt wurden. Sie hatte infolgedessen als Ziel eine zusammenfassende Darstellung der Gesamtentwicklung dieser Form im Auge, was um so mehr gerechtfertigt schien, als seit SCHIERHOLZ (1888) kein solcher Versuch mehr gemacht worden ist, während unsre Kenntnis über die Entwicklung der Unioniden durch Einzeluntersuchungen seitdem bedeutend gefördert wurde.

FRANK R. LILLIE behandelte in seiner 1895 erschienenen Arbeit über die »Embryologie of the Unionidae, a study in cell-lineage« (Nr. 43), in eingehenster Weise die Embryonalentwicklung, während W. HARMS durch mehrere Untersuchungen (Nr. 21—25) die postembryonale Periode aufklärte. Letzterer verfolgte insonderheit die Anlage und den frühen Ausbau der Organe der parasitierenden Larven, so vor allem die Entstehung von Niere, Herz und Pericard. In Ermanglung der passenden postparasitären Stadien blieb jedoch die Anlage der Geschlechtsorgane, der äußeren Kieme, der Hautsinnesorgane bisher noch in Dunkel gehüllt. Es erschien daher wünschenswert — wenn auch zu Anfang wenig aussichtsreich — durch Zucht und Suchen im Freien neue postparasitäre Stadien zu erlangen und auf diese Verhältnisse hin zu untersuchen.

Aus solchen Erwägungen heraus ist diese Arbeit in ihrer vorliegenden Form entstanden. Die Embryonalentwicklung wurde größtenteils in Anlehnung an die oben erwähnte Arbeit LILLIES wiedergegeben, da es dem Verfasser aus besonderen Gründen vorerst nicht möglich war das bereits gesammelte Material über die Embryonalentwicklung einer eigenen gründlichen Untersuchung zu unterziehen, wenn auch bereits Beobachtungen darüber von ihm angestellt waren. Die Untersuchungen betreffen daher insbesondere das Glochidium, sie sollen eine möglichst anschauliche Darstellung der parasitären Periode geben, und wollen die Kenntnis der postparasitären Entwicklung der Najaden nach Möglichkeit zu fördern suchen.

Die an drei Stellen eingeschobenen Abschnitte biologischen Inhalts machen keinen Anspruch, eine erschöpfende Darstellung der Biologie der drei entsprechenden Perioden der Entwicklungsgeschichte zu sein. Sie wollen vielmehr im Interesse einer geordneten Übersicht das bisher Bekannte zusammenfassen und dabei die im Laufe der eigenen Untersuchung gemachten Beobachtungen verwerten.

Geschichtlicher Überblick.

Der Weg, den die Erforschung der Najadenentwicklung genommen hat, ist kein gerader gewesen. Er ist vielmehr, wie die nachfolgenden Zeilen lehren werden, immer wieder durch irrtümliche Beobachtung und Auffassung aufgehalten und abgelenkt worden.

Schon verhältnismäßig früh setzt die Forschung über diesen Gegenstand ein. Wenn auch die Ergebnisse der älteren Arbeiten heute nur noch geschichtlichen Wert besitzen, so soll doch der Vollständigkeit der Übersicht halber hier kurz darauf eingegangen sein.

Leuwenhook war wohl der erste, der die Najadenembryonen genauer betrachtete. 1695 entdeckte er das rotierende Stadium. Mery fand nach ihm die äußeren Kiemen der *Anodonta* zu gewissen Zeiten voll von Embryonen, das führte ihn 1710 zur Annahme, daß er in den äußeren Kiemen die Ovarien, in den inneren die Samenblasen der Muschel vor sich habe. Diese Meinung widerlegte erst Poli, als er 1791—95 die Geschlechtsorgane im Fuß der Lamellibranchier beschrieb. Eine vollständige Verwirrung, die alle bisherigen Anschauungen in Frage stellte, führten Rathke (1797) und Jacobsen (1828) herbei, als sie die Embryonen in den Kiemen für Parasiten erklärten. Rathke nannte die kleinen Larven »*Glochidium parasiticum*«. Schon 1825 machte Pfeiffer zu gunsten der alten Auffassung darauf aufmerksam, daß den Wirbeln der jungen Muscheln die Glochidiumschale aufsäße. 1828 trat auch Blainville in einem Gutachten der Pariser Akademie Rathke und Jacobsen entgegen. Als dann C. E. v. Baer, der nie an der wahren Natur der Eier gezweifelt hatte, 1830 aufs genaueste den Weg entdeckte, den die Embryonen bei ihrer Wanderung vom Ovarium bis in die Kiemen nehmen, war die Parasitentheorie für immer abgetan. Unabhängig von v. Baer gab 1832 auch Carus auf Grund äußerst sorgfältiger Beobachtungen eine Widerlegung der Theorie Rathkes. Er entdeckte aufs neue die Rotation der Embryonen und verfolgte an den orangeroten Eiern von *Unio littoralis* ebenfalls den Weg, den die Eier nehmen.

Die Folgezeit ist gekennzeichnet durch ein eingehenderes Studium der Furchungsstadien, vor allem der Glochidiumlarve.

Quatrefages (1835—36) ging allerdings allzukühn vor, als er »seitliche Mägen, Darmschlingen, eine Leber, sogar eine Nabelschnur« an der Larve zu finden glaubte, wobei er wahrscheinlich die seitlichen Gruben und den Larvenfaden im Auge hatte. Diese Irrtümer deckte 1848

LEUCKART auf, beging aber den verhängnisvollen neuen, die Region der seitlichen Gruben als den vorderen Pol zu bezeichnen. Er versuchte auch zum erstenmal die Najadenembryonen mit denen andrer Mollusken zu vergleichen, ging dabei aber weit über die Wirklichkeit hinaus, wenn er behauptete, daß bei den Najaden die Übereinstimmung zwischen Larve und ausgewachsenem Tier größer sei als bei den marinen Lamellibranchiern. Darauf machte O. SCHMIDT 1856 in einer kleinen Abhandlung aufmerksam; gleichzeitig schilderte er eine Reihe späterer Stadien, verfiel aber auch in den Fehler, das Hinterende der Larve für das vordere zu halten.

Bis zu diesem Zeitpunkte hatte kein Forscher je eine Weiterentwicklung des Glochidiums feststellen können. Sein Schicksal war in vollständiges Dunkel gehüllt, allen Zuchtversuchen widersetzte es sich durch baldiges Absterben. Da fand LEYDIG 1866 an den Fischen des Maines die parasitierenden Larven. FOREL bestätigte 1868 diese Entdeckung und bezeichnete genauer die Zeit, in der die Cysten an den Fischen zu finden waren. Damit war ein neuer Wegweiser für das Studium der postembryonalen Unionidenentwicklung gegeben. FOREL selbst leugnete aber infolge unvollständiger Beobachtungen die Weiterentwicklung der Larven während des parasitischen Lebens. Es soll hingegen nicht unerwähnt bleiben, daß er zum erstenmal das Glochidium richtig orientierte und die Windungen des Larvenfadens um den larvalen Adduktor erkannte.

Eigentümlicherweise ruhte in der Forschung im nächsten Jahrzehnt das Problem der weiteren Najadenentwicklung vollständig. Das hat wahrscheinlich darin seine Ursache, daß gerade zu jener Zeit die Lehre von den Keimblättern die Aufmerksamkeit der Embryologen auf sich lenkte. So ist es auch zu verstehen, daß die Jahre 1875, 1876 zwei neue Arbeiten über die frühe Entwicklung von *Anodonta*, bzw. *Unio* von diesem Gesichtspunkt geleitet brachten. W. FLEMMING untersuchte auf das genaueste das reife Eierstocksei und das Verhalten der Kerne bei der Befruchtung und Furchung. Wir verdanken ihm ferner eine eingehende Beschreibung der Einstülpung der Ventralplatte und der Ausbildung des embryonalen Mantels. Weniger glücklich war er in der Anwendung der Keimblätterlehre. Die Entodermbildung hat er nicht beschrieben. Bei der Orientierung der Embryonen folgte er, ohne Rücksicht auf die Befunde FORELS der alten Anschauung LEUCKARTS. In eben diesen Fehler verfiel auch RABL in seiner »Entwicklungsgeschichte der Malermuschel«. RABL glaubte ferner das Gastrulastadium der Unioniden und damit die Entstehung des Entoderms

aufgefunden zu haben. In Wirklichkeit hatte er sich, durch das Objekt getäuscht, dazu verleiten lassen, die schon von FLEMMING in ihrer wahren Bedeutung erkannte Schalendrüse der Embryonen als Urdarm anzusprechen. Er erkannte zwar richtig die Ableitung des Mesoderms aus zwei Urmesodermzellen, ging aber fehl, wenn er diese sich aus den hohen Cylinderzellen seines »Entoderms« entstanden dachte.

Der erste Irrtum wurde zwei Jahre später in einer vorläufigen Untersuchung von C. SCHIERHOLZ endgültig richtiggestellt. SCHIERHOLZ war auf Grund einer Untersuchung der parasitierenden Periode, in der er den Ursprung der Kiemen aus den seitlichen Gruben, das Vorrücken von Fußwulst und Mundschild beobachtete, zu einer richtigen Orientierung des Glochidiums gelangt. Der zweite wurde zuerst von BALFOUR erkannt, wenn er 1880 in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. 1, S. 258 (Nr. 1) in einer längeren Auseinandersetzung mit RABLS Befunden über die Lage des Blastoporus schreibt: ». . . . Der Blastoporus hätte somit eine dorsale Lage. Er nimmt aber in der Tat die sonst der Schalendrüse zukommende Stelle ein und gleicht auch diesem Organ außerordentlich«. Erst 1891 wurde von GOETTE, der augenscheinlich BALFOURS Vermutungen nicht gekannt hat, die wirkliche Anlage des Entoderms beschrieben. 1895 hat schließlich LILLIE in seiner ausführlichen Arbeit die Bildung des Mesoderms aus Urmesodermzellen entwickelt.

Inzwischen hatte seit 1878 eine eifrige Erforschung der parasitären Periode eingesetzt. Neben der oben erwähnten ersten Arbeit von SCHIERHOLZ erschienen kurz hintereinander mehrere Mitteilungen von BRAUN (Nr. 4—7). Er nahm als erster künstliche Infektionen der Fische mit Glochidien vor, erhielt nach 70 Tagen freilebende Najaden und vermochte sie noch 14 Tage lebend zu erhalten. Sein Schüler, F. SCHMIDT, gelangte 1885 in einer Arbeit (Nr. 53) weit über die mehr grob orientierenden Beobachtungen von SCHIERHOLZ und BRAUN hinaus. Ausgehend von einem genauen Studium des Glochidiums fand er die Anlage von Vorderdarm, Magen, Leber, Ganglien und Statocyste; auch entdeckte er die Zellgruppen, aus denen die Nierenbläschen hervorgehen, dachte sie sich aber aus dem Mesoderm entstanden. Seine Najaden lebten noch vier Wochen nach dem Freiwerden. Darauf veröffentlichte SCHIERHOLZ 1888 seine Hauptarbeit (Nr. 51), in der die gesamte Entwicklung von *Anodonta* und *Unio* behandelt wird. Er kam zwar in seinen Ergebnissen wenig über das bisher Bekannte hinaus, hat aber das Verdienst, eine Fülle von biologisch wertvollen

Daten gegeben zu haben. Es sei an dieser Stelle auch auf eine Arbeit verwiesen, die J. Hazay schon 1881 (Nr. 26) veröffentlichte, die meines Wissens bisher nie in diesem Zusammenhang berücksichtigt wurde. Mit großer Sorgfalt hat er jahrelange Beobachtungen über alle biologischen Fragen, die mit der postembryonalen Entwicklung der Unioniden zusammenhängen, gesammelt, sich insbesondere der Frage nach den Jugendformen und dem Wachstum der kleinen Muscheln gewidmet.

1891 erschienen zwei kleinere Arbeiten von Latter und von v. Ihering. Erstere betrifft Mitteilungen biologischen Inhalts über die Wanderung der Eier und ihren Aufenthalt in den Kiemen, über das Verhalten der Glochidien den Fischen gegenüber.

In letzterer befaßt sich Ihering mit der Entwicklung der südamerikanischen Unioniden und Muteliden. Für die Glochidien der Unioniden findet er Abweichungen vom Bau der europäischen, für die Muteliden beschreibt er als selbständige Larvenform die Lasidiumlarve. In der Zeit von 1895—1904 veröffentlichte Faussek eine Reihe von Untersuchungen, die dem Vorgang der Cystenbildung, der Ernährung der Larve während der parasitischen Periode und den mannigfachen pathologischen Vorgängen, denen das Glochidium unterliegen kann, gewidmet sind. 1895 erschien auch die bereits eingangs erwähnte Studie Lillies über die Embryonalentwicklung der Unioniden. Nach dem Vorbild von Conklin und Wilson für *Crepidula* und *Nereis* führte er für *Unio* bis zur Gastrula die »Cell lineage« durch. Er verfolgte auch die weitere Entwicklung bis zum Glochidium und beschreibt die frühesten Organanlagen. Hier setzte Harms (1907—09) in seinen Arbeiten über die postembryonale Entwicklung der Unioniden ein. Besonders bemerkenswert ist sein, von Lillies Ergebnissen abweichendes Resultat über die Ableitung der gemeinsamen Anlage von Niere, Herz und Pericard. Während Lillie sich diese aus dem Mesoderm entstanden denkt, leitet Harms sie aus dem Ektoderm ab. Im übrigen verdanken wir Harms eine, zumal mit den Mitteln der modernen Technik bis ins einzelne gehende Darstellung der parasitären und frühen postparasitären Entwicklungsvorgänge, die insbesondre in den Kapiteln Niere, Herz und Pericard weit über das bisher Bekannte hinausgeht. Harms hat auch zum erstenmal die postembryonale Entwicklung von *Unio* vollständig, die von *Margaritana margaritifera* teilweise verfolgt. Der hierdurch ermöglichte Vergleich der Formen ergab im wesentlichen eine Übereinstimmung, die nur bei der Ausbildung von Herz und Pericard bedeutend lockerer wird. Es bleibe schließlich nicht un-

erwähnt, daß durch HARMS auch unsre Kenntnis von der Biologie der parasitierenden Larve und der Najade bedeutend bereichert wurde. An der Hand bestimmter Daten machte er auf den Einfluß der Temperatur auf die Dauer des Parasitismus aufmerksam, verfolgte aufs neue die Ernährung und Pathologie des parasitierenden Glochidiums und prüfte in eingehender Weise die Bedingungen, die zu einer erfolgreichen Zucht der Najaden notwendig sind.

Inzwischen hatte VOINEA 1903 eine besondere Arbeit über die Kiemenentwicklung der Najaden veröffentlicht. Wie schon WASSERLOOS 1911 nachgewiesen hat, irrte VOINEA, wenn er die innere Kieme nach dem Faltentypus sich entstanden dachte. Für die äußere Kieme war bisher aus Mangel an passenden Stadien nichts Genaueres über die Entstehung auszusagen. Aber auch diese entsteht nicht, wie VOINEA annahm, nach dem Falten-, sondern nach einem, allerdings modifizierten Papillentypus.

In neuester Zeit (1908—12) ist schließlich eine ausgedehnte Literatur nordamerikanischer Forscher über die Entwicklung der Najaden erwachsen. Unter der Leitung der Professoren LEFEVRE und CURTIS an der »University of Missouri« ist man dort mit einem großen Stab von Mitarbeitern der Aufgabe nahe getreten, wissenschaftlich die Möglichkeit und die Bedingungen einer künstlichen Aufzucht, der für die Perlen und Perlmutterindustrie so wichtigen Unionen zu erforschen. Ohne hier im einzelnen auf die Veröffentlichungen einzugehen (man vergleiche das Literaturverzeichnis am Schluß dieser Arbeit) sei auf die jüngste, alle bisherigen Ergebnisse zusammenfassende Publikation von LEFEVRE und CURTIS verwiesen, betitelt: »Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels« (Nr. 39).

Alles Bekannte, was auf irgend eine Weise mit diesem Thema in Beziehung steht, ist hier aufs sorgfältigste gesammelt. Daneben findet sich eine zum Teil durch gute Abbildung veranschaulichte Fülle neuer Beobachtungen über den Aufenthalt der Eier in den Kiemen der Muttertiere, über den Bau der Bruttaschen, über den Bau und das Verhalten der Glochidien vor und während der parasitischen Periode, die Lebensweise und Lebensbedingungen der jungen Muscheln. Von besonderem Interesse für die vergleichende Entwicklungsgeschichte sind die Beobachtungen über 17 Formen von Glochidien, die drei verschiedenen Typen, dem hakentragenden, dem hakenlosen und dem beilförmigen angehören. Der Parasitismus war ganz verschieden stark ausgebildet, bei einer Species *Strophytus Rafinesque* mit beilförmigen Glochidium konstatierten LEFEVRE und CURTIS den bisher einzigartig dastehenden

Fall einer Metamorphose ohne Parasitismus. Daß im übrigen die zitierte Abhandlung erfüllt ist von Berichten über praktische Versuche aller Art, ja solchen in großem Maßstab, sei noch besonders hervorgehoben.

Material und Methode.

Zur Untersuchung wurden fast ausschließlich Embryonen, Larven und junge Muscheln von *Anodonta* herangezogen. Drei Fundstätten in der Nähe Marburgs lieferten Muttertiere der *spec. cellensis* und *piscinalis*. Für die künstlichen Infektionen, die nach den Angaben der früheren Untersucher in flachen Glasschalen ausgeführt wurden, dienten Glochidien von *Anodonta cellensis*. Die embryonalen Stadien, sowie die im Freien gesuchten jungen Muscheln gehörten der *spec. piscinalis* an.

Zur Zucht der parasitierenden Stadien wurden kleine 3—5 cm lange Fischchen benutzt. Die Larven hefteten sich meist an den Flossen, weniger an den Kiemen an. Die Präparation der Larven für Totalpräparate, die anfangs große Schwierigkeiten bereitete, wurde schließlich in einer schon bei SCHIERHOLZ angedeuteten Weise vorgenommen. Nachdem die Fischchen in halbgesättigtem Chloroformwasser getötet und darauf kurze Zeit in reinem Wasser gelassen worden waren, ließ sich meist die Epidermis der Flossen mit den anhaftenden Larven leicht abstreifen. Nur in seltenen Fällen fielen die Larven frei aus ihren Cysten heraus, meist wurden sie mit Hilfe einer starken Lupe und feiner messerartig zugeschärfter Nadeln von den anheftenden Epidermisfetzen befreit. So isoliert, wurden sie darauf mit einer heißen Lösung von Sublimat-Eisessig konserviert und zum Teil zum Zweck einer genauen Orientierung nach der Nelkenölkollodiummethode auf kleinen Glasplättchen eingebettet (Näheres über diese Methode vgl. bei WASSERLOOS, Nr. 109, S. 184 ff.). Heißer Sublimat-Eisessig mit einer Einwirkungsdauer von etwa 10 Minuten gab nach vielen andern Versuchen die besten Resultate, oft auch dann noch, wenn die Larven die Schalen dicht geschlossen hielten und somit ein rasches Eindringen der Konservierungsflüssigkeit verhinderten. Diese Gefahr war auch bei den Najaden und den im Freien gefundenen Muscheln besonders groß. Nach wenigen Versuchen gab ich es auf, durch schwache Lösungen von Cocain oder Chloralhydrat vor der Konservierung eine Lähmung der kleinen Objekte herbeizuführen, die das vorzeitige Schließen der Schalen und die heftigen Kontraktionen verhindern sollte. Die Schalen wurden trotzdem zumeist so schnell geschlossen, daß auch die Narkotika nur langsam eindringen konnten und dann durch Maceration mehr ver-

darben als nützten. Daher habe ich bei der Kostbarkeit des Materials später nur folgende Methode angewandt. Die Najaden wurden mit einer geringen Menge Wasser in ein ganz sauberes Uhrschälchen gebracht und unter dem Binokular beobachtet. Sowie die Tierchen die Schale öffneten und den Fuß vorstreckten, wurden sie plötzlich mit bereitgehaltener heißer Konservierungsflüssigkeit getötet. So gelang es mit einiger Geduld, den größten Teil in brauchbarem Zustand zu konservieren.

Die älteren 1—3 cm langen Muscheln, die mit Rücksicht auf das Zustandekommen der Darmschlingen untersucht wurden, legte ich zunächst eine halbe Stunde in 1% Chloralhydratlösung. Nachdem dann mittels einer Pinzette der hintere Schloßrand der Schale entfernt war, wurde vom Enddarm aus kalte Injektionsmasse eingeführt. Nach dem Festwerden der Masse ließ ich das umgebende Gewebe in $^1/_2$% Kalilauge abmacerieren und erhielt so einen getreuen Ausguß des Darmes.

Die Färbung der Schnitte erfolgte meist mit Heidenhainschen Eisenhämatoxylin, bei größeren Objekten auch mit Hämatoxylin nach Delafield oder einer der gebräuchlichen Doppelfärbungen.

Über die Einzelheiten in der Beschaffung und Aufzucht des Materials soll Näheres in den betreffenden biologischen Kapiteln mitgeteilt werden.

I. Biologie der embryonalen Periode.

Es kann im Rahmen dieser Arbeit nicht meine Aufgabe sein, näher auf die äußerst interessanten Fragen nach dem Weg, den die Eier vom Ovarium bis in die äußere Kieme nehmen, nach dem Ort der Befruchtung einzugehen. Letzteres Problem muß heute noch als ungelöst betrachtet werden, während ersteres schon von C. E. v. Baer eine geschickte Lösung fand. Die embryonale Periode reicht vom Augenblick der Befruchtung bis zum Ende des Furchungsprozesses, dessen Resultat das Glochidium ist. Den größten Teil dieser Zeit verlebt der Embryo in der äußeren Kieme des Muttertieres, erst kurz vor der parasitischen Periode verläßt er diesen schützenden Aufenthalt. Den Zeitpunkt des Übertrittes der reifen Eier in die Kiemen bezeichnet man in der Literatur als Brunstzeit, während für die Dauer der Furchung der Name Brutzeit geprägt worden ist. Von beiden zu unterscheiden ist noch die Gesamtdauer des Aufenthaltes der Embryonen und der fertig ausgebildeten Glochidien in den Kiemen des Muttertieres.

Hier soll zunächst von der Brunstzeit die Rede sein.

Flemming, Schierholz und Harms geben als Zeitpunkt Mitte und

Ende August an. HAZAY unterscheidet bei seinen Angaben die verschiedenen Arten und stellt merkliche Unterschiede nach der Art des Fundortes fest. Für *Anodonta cellensis* beobachtete er in Teichen die Einlagerung der Eier in die Kiemen von Anfang bis Ende November während sie in einem Altwasser der Donau schon Mitte März begann. Für *Anodonta piscinalis* gibt er als Erster zwei verschiedene Brunstzeiten an. Sie sollen im April und September stattfinden.

Nach meinen Beobachtungen ist für *A. cellensis* unbedingt an dem von FLEMMING, SCHIERHOLZ und HARMS gegebenen Zeitpunkt festzuhalten. Es sei nur darauf hingewiesen, daß in dem außergewöhnlich heißen Sommer 1911 der Übertritt der Eier schon Ende Juli festgestellt wurde. Demnach mag je nach dem Einfluß der Witterung ein Schwanken der Brunstzeit innerhalb gewisser Grenzen stattfinden; es wurde aber niemals eine den Angaben HAZAYS entsprechende Schwankung nach der Beschaffenheit des Aufenthaltsortes beobachtet. Es bleibt vorläufig noch unerklärt, wie seine Daten für *A. cellensis* zu deuten sind.

Anders liegt der Fall für *A. piscinalis.* Durch direkte Beobachtungen konnte zwar das Vorkommen zweier Brutzeiten nicht bestätigt werden, jedoch läßt mir ein am 8. August 1911 in 4 m Tiefe im Flußbett der Lahn gemachter Fund dies als sehr wohl möglich erscheinen. Die in Fig. 43, S. 67 zur Darstellung gelangte junge Muschel (Länge: 26 mm, Höhe 17.9 mm, Dicke 7.1 mm) weist keinerlei Spur eines Jahresringes auf. Die äußerst dünne Schale zeigt nur nach dem Rande zu eine leichte grünlich-gelbe Färbung und ist sonst noch ganz von embryonaler Beschaffenheit.

Für den beschriebenen Fall scheinen mir drei Erklärungsversuche besonders am Platze.

1. Die junge Muschel entstammt der gewöhnlichen Herbstbrunst.
   a) Das Glochidium, aus dem sie hervorging, gelangte zufälligerweise schon im Herbst zum Parasitismus (Alter zu schätzen auf 1 Jahr).
   b) Das Glochidium parasitierte normal im Frühjahr. Die junge Muschel legte aber — tief im Flußbett lebend — keinen Jahresring an (Alter $1^1/_2$ Jahr).
2. Die Muschel entstammt einer Frühjahrsbrunst und gelangte noch im Herbst zum Parasitismus (Alter 1 Jahr).

Eine definitive Lösung der Frage nach der zweiten Brunstzeit bei *A. piscinalis* kann natürlich erst dann gegeben werden, wenn directe Beobachtungen vorliegen oder wenn wir durch eine genauere Kenntnis

der Biologie der jungen Muschel zu bestimmten Rückschlüssen auf ihr Alter befähigt sind. Es sei noch darauf hingewiesen, daß das Vorkommen einer doppelten Brunstzeit schon für andere Formen beschrieben ist. *Margaritana* soll nach HARMS (Nr. 22, S. 332) zweimal laichen; für das artenreiche Genus *Quadrula* haben LEFEVRE und CURTIS (Nr. 39, S. 144) eine doppelte Laichzeit sehr wahrscheinlich gemacht.

Über die Dauer der Brutzeit, d. h. der Zeit vom Beginn der Furchung bis zur fertigen Larve sind naturgemäß nur schwer sichere Beobachtungen zu erlangen. Nach SCHIERHOLZ soll sie mehr als zwei, nach HAZAY mehr als vier Monate währen. Im Sommer 1911, der, wie schon weiter oben bemerkt, außerordentlich heiß war, konnte ich folgende Daten sammeln: Am 26. Juli wurden die ersten Eier in den Kiemen der Muttertiere beobachtet. Schon am 8. August, also nach 12 Tagen waren bei der Mehrzahl der Muscheln auf der Sonnenseite des Teiches die Embryonen bis zur Larve entwickelt und hatten bereits die Eihülle verlassen. Auf der Schattenseite befanden sich jedoch sämtliche Embryonen noch auf früheren Furchungsstadien.

Es ist für *Anodonta*, im Gegensatz zu *Unio*, eine schon durch FLEMMING und SCHIERHOLZ bekannt gewordene Tatsache, daß sich alle Embryonen gleichzeitig nahezu auf demselben Furchungsstadium befinden. Wahrscheinlich hat man diesen Befund auf eine gleichzeitig oder doch kurz hintereinander erfolgende Befruchtung zurückzuführen. HAZAY will zwar bei jungen Furchungsstadien eine große Verschiedenheit wahrgenommen haben, jedoch muß ich nach meinen Beobachtungen, die an einem reichen Material selbst frühester Stadien gemacht wurden, FLEMMING und SCHIERHOLZ durchaus Recht geben.

Vor allen andern Stadien der embryonalen Periode haben schon seit langem die »rotierenden Embryonen« der *Anodonta* das Interesse der Biologen auf sich gelenkt. Schon LEUWENHOEK (Nr. 117) und nach ihm CARUS (Nr. 9) berichten mit Entzücken von dem Eindruck, den dieses Naturschauspiel auf sie gemacht hat. Verursacht durch den lebhaften Schlag langer Cilien, die das Wimperfeld (vgl. S. 20) bedecken, vollführen die Embryonen in der Minute etwa zehn Umdrehungen und dies tagelang (nach SCHIERHOLZ sogar 14) hinter einander. Diese lebhafte Bewegung muß einen um so mehr in Erstaunen versetzen, wenn man sich den hilflosen Anblick reifer Glochidien vergegenwärtigt. Die biologische Bedeutung der Rotation dürfte wohl in einer vermehrten Nahrungs- oder Sauerstoffzufuhr zu suchen sein.

Je nach dem Auftreten der Brunstzeit hatte ORTMANN (Nr. 122) für die nordamerikanischen Unioniden »Sommer- und Winterbrüter«

unterschieden. Diese Einteilung haben LEFEVRE und CURTIS neuerdings verlassen und die Gesamtdauer der Kiementrächtigkeit als einteilendes Prinzip eingeführt. Sie unterscheiden eine »short« und eine »long period of gravidity«. Die »short period« würde dem hier gebrauchten Ausdruck Brutzeit gleichkommen. Es sind in dieser Gruppe solche Formen zusammengefaßt, welche, wie unsre europäischen Unionen, die eben herangereiften Glochidien gleich ausstoßen. Demnach wäre Anodonta zur andern Gruppe zu rechnen, denn sie behält die reifen Larven noch den ganzen Winter über bis ins Frühjahr hinein in den Kiemen. Erst im Februar oder März, wenn die ersten kräftigen Sonnenstrahlen die Fische hervorlocken, entledigt sich das Muttertier mit einemmal der gesamten Brut. Es kommen vereinzelt auch Fälle vor, wo die Larven bis zum Juni, also nahezu 11 Monate in den Brutfächern beharren. Ein frühzeitiges Ausstoßen der Embryonen, das man im Lauf des Winters mitunter an den in der Gefangenschaft gehaltenen Tieren beobachten kann, ist eine krankhafte Erscheinung, die auf ungünstige Wasserverhältnisse zurückzuführen ist.

Ohne auf den Bau der Kiemen, auf die besonderen Einrichtungen, die zur Aufbewahrung und Pflege der Brut dienen einzugehen (man vgl. bei LEFEVRE und CURTIS [Nr. 39, S. 116ff.] das Kapitel »The Marsupium«), sei noch kurz die Frage nach der Notwendigkeit und dem Nutzen der langen Trächtigkeit berührt. Für die *Anodonta*-Glochidien steht es fest, daß den ganzen Winter über, außer einer geringen Differenzierung der Ganglienanlagen keinerlei Weiterentwicklung stattfindet. Nach v. BAER soll sich der Kiemenaufenthalt der Glochidien »weniger aus dem Atmungs- als vielmehr aus dem Bedürfnis nach Nahrung« erklären. Das stimmt sehr wohl mit der Tatsache überein, daß die Glochidien im Höchstfall nur 36 Tage im Wasser zu leben vermögen (FOREL). Gewöhnlich sterben sie schon nach wenigen Tagen ab; sie haben sich auch allen Versuchen, die eine künstliche Beförderung der Weiterentwicklung, also gewissermaßen einen Ersatz der parasitischen Periode bezweckten, hartnäckig widersetzt. (LEF., CURT., Nr. 39, S. 174). Während aber diese Beobachtungen nur ein Licht auf den Nutzen des Kiemenaufenthaltes überhaupt werfen, liegt es nahe, die Gründe für die lange Winterruhe mit den ungünstigen Lebensbedingungen für die parasitierende Larve und die junge Muschel in Beziehung zu bringen. Ehe wir aber nicht besser über die Biologie der jungen und alten Muscheln im Winter, über den Aufenthalt der Fische in dieser Zeit unterrichtet sind, bleibt es unmöglich, nähere Schlüsse zu ziehen.

II. Die Embryonalentwicklung.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben und begründet wurde, stellt dieser Abschnitt der vorliegenden Arbeit zum größten Teil eine Wiedergabe der bisherigen Forschungsergebnisse dar, wie sie in der schon mehrfach erwähnten Abhandlung LILLIES am weitesten gefördert wurden.

Wenn auch LILLIE aus rein praktischen Gründen als Untersuchungsobjekt in der Hauptsache *Unio* verwandte, so glaubten wir doch seine Resultate ohne weiteres übernehmen zu dürfen, um so mehr, als LILLIE S. 6 ausdrücklich schreibt: »What J have to contribute on *Anodonta* concerns the glochidium only«. LILLIE hat für die Unioniden in gleicher Weise wie E. B. WILSON für *Nereis* die »cell-lineage« bis ins einzelne durchgeführt und sich dabei auch der Nomenklatur WILSONS bedient. Hier soll die Embryonalentwicklung nur in der Übersicht wiedergegeben und die Bezeichnungsweise LILLIES nur dort verwendet werden, wo allgemein wichtige Zellen und Stadien besonders hervorzuheben sind. Die Orientierung der Figuren, die zum großen Teil einfach Kopien derer LILLIES darstellen, hat so stattgefunden, daß die Macromeren, aus denen später der dorsale Teil des Embryos, insonderheit der Schalenrand hervorgeht, nach oben gelegen sind. So hat man von vornherein die endgültige Orientierung der Larve im Auge.



Fig. 1.
Ei von *Unio complanata* in der Eihülle (nach LILLIE). *mp*. Mikropyle; *rk*. Richtungskörperchen.

Das reife, befruchtete Ei von *Anodonta* läßt im Gegensatz zu denen der marinen Lamellibranchier deutlich drei Teile erkennen (Fig. 1).

1. Die umfangreiche Eihülle, die mit einer schornsteinartig aufgesetzten Microphyle *mp* versehen ist. Sie umschließt den Embryo während der ganzen Embryonalentwicklung. Erst wenn die Schalen der jungen Larven vollständig ausgebildet sind, zerreißt sie.

2. Das eigentliche Ei mit Eikern, Dotter und den Richtungskörperchen *rk*. In der Nähe der Micropyle haften bei jungen Eiern Ei und Eihülle an einander. Gerade dieser Stelle gegenüber sollen sich nach LILLIE stets die Richtungskörperchen befinden. Die Zone der

Richtungskörperchen erweist sich aber im Verlauf der weiteren Entwicklung als animaler Pol. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, schon am ungefurchten Ei animalen und vegetativen Pol zu unterscheiden.

3. Die eiweißartige Nährflüssigkeit, in der das Ei schwebt.

1. Furchung und Mesodermbildung.

Die erste Furchungsebene geht vom animalen Pol aus und teilt das Ei in ein größeres und ein kleineres Blastomer *CD* und *AB* (Fig. 2). Während beide zunächst noch ungefähr kugelförmig sind, flachen sie sich nach und nach an der Berührungsstelle ab. Die zweite Furchungsebene steht annähernd auf der ersten senkrecht. Sie trifft aber nicht beide Zellen gleichzeitig, sondern schnürt zunächst von *CD* ein neues

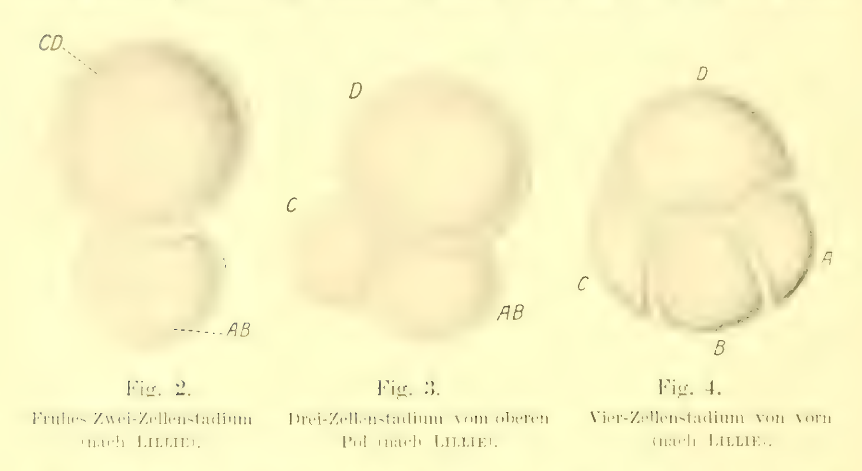


Fig. 2. Frühes Zwei-Zellenstadium (nach LILLIE).

Fig. 3. Drei-Zellenstadium vom oberen Pol (nach LILLIE).

Fig. 4. Vier-Zellenstadium von vorn (nach LILLIE).

Blastomer *C* ab, während *AB* sich streckt (Fig. 3). Darauf trifft sie auch *AB*, die sich in *A* und *B* teilt (Fig. 4).

Diese Verzögerung in der Teilung der Zellen eines Quadranten, die sich hier schon so früh bemerkbar macht, ist typisch für die Furchung der Unioniden. Im weiteren Verlauf der Entwicklung teilen sich nie die Zellen eines Quadranten gleichzeitig, sondern immer nacheinander.

Das Viererstadium *ABCD* bildet den Ausgangspunkt des LILLIEschen Furchungsschemas. Die vier Zellen entsprechen den Macromeren und demgemäß vollzieht sich auch die weitere Furchung, womit die von RABL aufgestellte und noch von SCHIERHOLZ vertretene Ansicht widerlegt wird, daß *A*, *B* und *C* später das Ectoderm, *D* hingegen das gesamte Ento- und Mesoderm und ferner kleinere Ectodermpartien liefern solle. Wie wir weiter hinten ausführlicher kennen lernen werden,

nehmen zwar Abkömmlinge von *D* starken Anteil an der Mesodermbildung, aber in Gestalt des »larvalen Mesoblasten« sind auch Derivate von *A* an der Ausbildung des mittleren Keimblattes beteiligt. Was die Orientierung anbetrifft, so wäre zu sagen, daß aus *D* der hintere Pol des Embryos hervorgeht. Schon in der frühen Teilung von *CD* liegt dies angedeutet, denn in der Folgezeit ist die Zellvermehrung am hinteren Abschnitt des Embryos eine schnellere, als am Vorderende, was bald zu Verlagerungen der Achsen Anlaß gibt.

Bald nachdem das Viererstadium zur vollen Ausbildung gelangt ist, löst sich von *D* eine kleine Blastomere ab, der darauf nacheinander solche von *A*, *B* und *C* folgen, so daß bei den Unioniden ein 5-, 6-, 7- und 8-Zellenstadium aufeinander folgen. Das erste Micromerenquartett

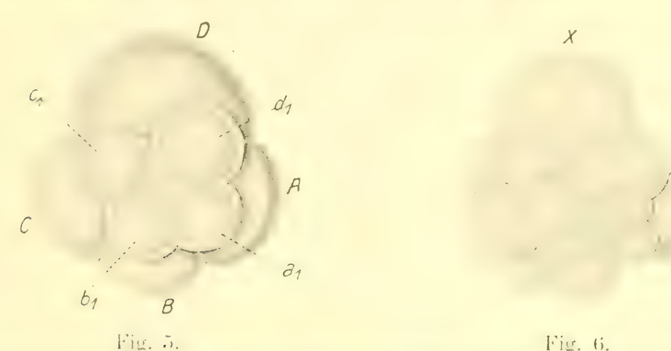


Fig. 5.
Achtzellenstadium von oben (nach LILLIE).

Fig. 6.
17-Zellenstadium vom oberen Pol (nach LILLIE).
$X = d_2$, erster Somatoblast.

ist somit gebildet. Gegenüber *A*, *B*, *C* und *D* weist diese erste Ectomerengeneration ihrer Lage nach eine Drehung um 45° auf (Fig. 5). Die Furchungsebenen liegen weder meridional noch äquatorial, sondern schräg zur Hauptachse des Embryos. Für diesen Typus hat bekanntlich LILLIE, je nachdem, ob die Ebene aus Spindeln, die von links unten, nach rechts oben oder umgekehrt laufen, hervorgeht, die Bezeichnungen dexiotrop oder leiotrop eingeführt. Für die Unioniden ist die zweite Furchungsebene leiotrop und die dritte dexiotrop gelegen. Von *A*, *B*, *C*, *D* löst sich nunmehr als zweites Micromerenquartett eine zweite Ectomerengeneration ab, die wieder von *D* aus ihren Anfang nimmt. Die aus *D* abgeleitete Blastomere d_2 zeichnet sich vor allen anderen an Größe aus und wird als »erster Somatoblast« von LILLIE mit dem besonderen Buchstaben X belegt (Fig. 6 X). Aus dem ersten Ectomerenquartett gehen inzwischen vier neue Micromeren (das dritte Quartett) hervor, sodaß nunmehr der Embryo aus 16 Zellen besteht. Die Über-

einstimmung mit dem spiraligen inäqualen Furchungstypus, wie man ihn von andern Mollusken (Lamellibranchiern und Gastropoden) sowie aus andern Abteilungen des Tierreichs kennt, tritt in den soeben beschriebenen Stadien deutlich hervor und ist auch weiterhin nicht zu verkennen.

Zunächst wird die Zahl der Zellen um eine daduich erhöht, daß der erste Somatoblast sich teilt. Fig. 6 zeigt das 17-Zellenstadium vom oberen Pol gesehen. Es schnürt sich alsbald von der *D*-Zelle als erstes Glied der dritten Ectomerengeneration eine kleine Zelle d^3 (Fig. 7) ab. Die übrigen Glieder folgen erst später. Zuvor tritt das zweite Ectomerenquartett, zu dem auch der erste Somatoblast *X* gehört, in Teilung

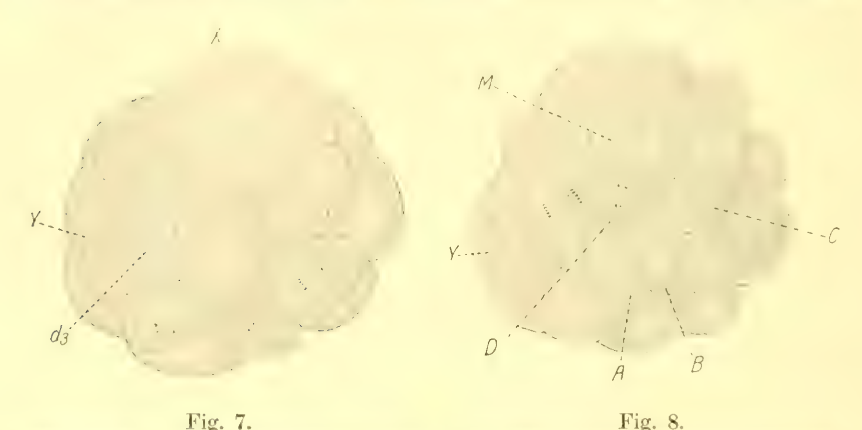


Fig. 7.
Ausbildung der dritten Ectomerengeneration (nach LILLIE). $Y = a^{22}$, larvaler Mesoblast.

Fig. 8.
31-Zellenstadium vom unteren Pol (nach LILLIE). $M = d_4$, primärer Mesoblast; *Y*, larvaler Mesoblast.

ein. Die aus a^2 entstandene Zelle $a^2.^2$ wird als »larvaler Mesoblast« mit dem Buchstaben *Y* belegt. Sie besteht aus rein mesodermalen Elementen und läßt später den larvalen Adductor aus sich hervorgehen (Fig. 7 *Y*). Am oberen, apicalen Pol flachen sich die Micromeren mehr und mehr ab. Sie bilden eine Zellkappe und treten in eine längere Ruhepause ein. Die nächsten Umwandlungen beziehen sich auf den ersten Somatoblasten, der ein weiteres Glied abschnürt und auf das Auftreten der drei restierenden Zellen der dritten Ectomerengeneration. Darauf stößt *D* eine vierte Zelle d^4 ab, die als primärer »Mesoblast« *M* eine besondere Bedeutung gewinnt (Fig. 8 *M*). Mit dieser Teilung ist das aus 32 Zellen bestehende Blastulastadium erreicht, bei dem die Keimblätter deutlich auf bestimmte Gruppen von Blastomeren abgegrenzt sind.

Die Zellen A, B, C, D setzen sich jetzt nur noch aus rein entodermalen Elementen zusammen. Der primäre Mesoblast M, der larvale Y mit Tochterzelle bilden das Mesoderm, wohingegen die drei Ectomerengenerationen und der erste Somatoblast mit seinen Abkömmlingen das Ectoderm vertreten. Die Zahl 32 ist dabei, wie LILLIE ausdrücklich hervorhebt, rein zufällig, nicht etwa auf dem Wege einer geometrischen Reihe erreicht.

Die weitere Umgestaltung des Embryos hat die Anlage bestimmter Regionen zur Folge, die zunächst noch ohne Herstellung der Bilateralsymmetrie vor sich geht. Aus der ersten Ectomerengeneration, deren Teilungen sehr langsam verlaufen, bildet sich das vordere Ende der zukünftigen Larve. Die zweite Ectomerengeneration, aus welcher der erste Somatoblast X und der larvale Mesoblast Y hervorgingen, die in ihrer weiteren Entwicklung weiter hinten noch besonders betrachtet werden sollen, baut mit ihren übrigen Blastomeren den larvalen Mantel auf. Wahrscheinlich beteiligt sich auch die dritte Ectomerengeneration daran, jedoch konnte LILLIE ihr Schicksal nicht im Einzelnen verfolgen.

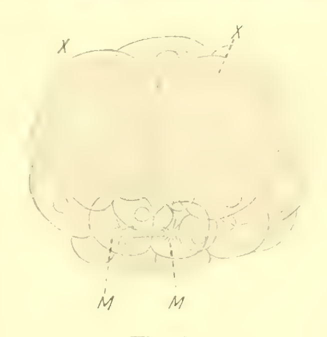


Fig. 9.
Bilateral-symmetrische Teilung von X und M; Ansicht von hinten (nach LILLIE).

Der erste Somatoblast X leitet inzwischen durch eine genau symmetrische Teilung den bilateral symmetrischen Ausbau der Larve ein (Fig. 9). Gleich darauf schnüren beide Tochterzellen noch je eine kleine Zelle ab. Mit allen früheren, unpaaren Abkömmlingen von X bilden die so entstandenen vier Zellen nach LILLIE »eine Zunge von Zellen«, die nach vorn über den Mesoblasten M oder auch »zweiten Somatoblasten« vorwächst. Aus den symmetrischen Zellen X X bildet sich in der Folgezeit das Schalendrüsenfeld, während aus den unpaaren Derivaten des ersten Somatoblasten X_1—X_5 das Wimperfeld hervorgeht, das seinerseits direkt an die Entomeren A, B, C, D grenzt.

Der zweite Somatoblast M unterliegt nunmehr auch einer bilateralen Teilung. In Fig. 9 sind die Tochterzellen M M besonders hervorgehoben. Während die Umwachsung des zweiten durch den ersten Somatoblasten fortschreitet, schnürt ersterer (Fig. 10) noch zwei kleine Zellen m m ab, die an den hinteren (oberen) Rand des zu dieser Zeit

sich einstülpenden Blastoporus zu liegen kommen. Jetzt erst erfolgt der Eintritt der eigentlichen Mesoblasten in die Furchungshöhle (s. Fig. 11). LILLIE hält es für wahrscheinlich, daß auch die kleinen Zellen *m m* später in die Furchungshöhle verlagert werden.

Es kann nicht unerwähnt bleiben, daß eine erneute Untersuchung über das Verhalten des zweiten Somatoblasten bei den Unioniden dringend erwünscht ist. Schon STAUFFACHER hatte für *Cyclas* eine Beteiligung der Derivate des »Mesoblasten« am Aufbau des Entoderms behauptet. E. B. WILSON, der bei *Nereis* ursprünglich an eine sekundäre Einwanderung pigmentierter Abkömmlinge von *M M* glaubte, hat diese Darstellung, die LILLIE in seiner Auffassung eine wesentliche

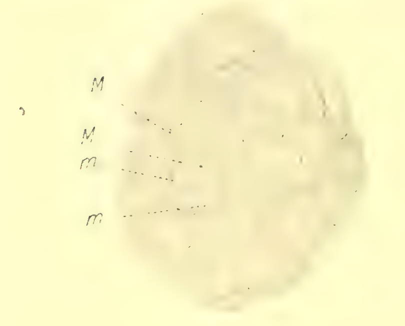


Fig. 10.

Der primäre Mesoblast *MM* wird von den Zellen des ersten Somatoblasten umwachsen, und schnürt die Tochterzellen *mm* ab (nach LILLIE).

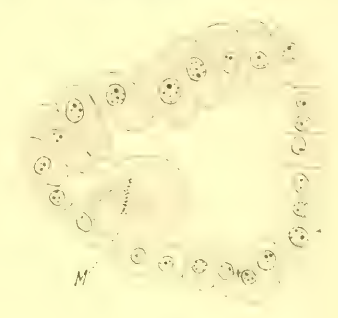


Fig. 11.

Anodonta cellensis. Eintritt des primären Mesoblasten *M* in die Furchungshöhle (Original). Vergr. 250 : 1.

Stütze bot, später wieder zurückgenommen und vielmehr die Anteilnahme jener Pigmentzellen an der Zusammensetzung der hinteren Archenteronwand dargetan. Auch CONKLIN hat für *Crepidula* das Vorhandensein reichlicher entodermaler Elemente im Mesoblasten nach seiner ersten bilateralen Teilung beschrieben. MEISENHEIMER hat endlich bei *Dreissensia* nie ein nachträgliches Eintreten der fraglichen Zellen in die Furchungshöhle beobachtet. Nach seiner Meinung »schieben sie sich vielmehr mitten zwischen die vegetativen Zellen hinein und gehen in ihnen auf, ohne daß sie später noch zu unterscheiden wären«. Sollte sich ein gleiches Verhalten für die Unioniden bestätigen, so wäre in der weiter vorne geschilderten Aufteilung des 32 Zellenstadium auf die drei Keimblätter eine entsprechende Korrektion vorzunehmen. Erst nach erfolgter Bilateralteilung, nach der Loslösung von *m m* trüge dann der zweite Somatoblast den Namen Mesoblast zu Recht.

Betrachten wir, um den allgemeinen Verlauf der Entwicklung nicht zu weit vorauszueilen, das Schicksal des larvalen Mesoblasten *Y* (vgl. Fig. 8, S. 16). Bisher an der linken Seite des Embryos gelegen, wird er immer mehr von den umgebenden Zellen umhüllt. Ehe er aber ganz in der Furchungshöhle verschwindet, schnürt er noch zwei bis drei kleine Tochterzellen ab. Erst im Innern geht er in eine bilaterale Teilung ein worauf gleich jede Hälfte sich noch einmal durchschnürt.

Wie schon angedeutet, bilden sich aus dem ersten Somatoblasten nach Beginn der bilateralen Teilungen die Zellen der zukünftigen Schalendrüse. Es kommt infolge starker Zellvermehrung schließlich zur Ausbildung einer ganzen Platte hoher, säulenförmiger Zellen (Fig. 13), die das Bild des Embryos wesentlich verändert. Es entsteht die langgestreckte dorsale Körperachse, die von nun an die vorherrschende bleibt.

2. Gastrula und Schalendrüse.

Bald nachdem die Urmesodermzellen ganz in das Innere der Furchungshöhle verlagert sind, vollzieht sich die Bildung des Urdarms.

Es wurde schon in der Literaturübersicht darauf hingewiesen, daß dieser Vorgang zum erstenmal richtig von Goette erkannt wurde. Zwar hatte schon vorher Balfour auf Grund eines genauen Vergleichs der Regionen des Embryos starke Zweifel über die Ergebnisse der früheren Untersucher, insbesondere derer Rabls gehegt, er hatte sogar direkt auf die Wahrscheinlichkeit einer Verwechselung von Schalendrüse und Entodermsäckchen hingewiesen (Nr. 47, S. 258). Jedoch blieb es Goette vorbehalten, den Nachweis zu führen, daß wirklich die Schalendrüse durch ihr eigenartiges Verhalten die älteren Beobachter irre geführt hatte und daß diesen die wahre Anlage des Urdarms vollständig entgangen war. Während die wichtigen Ergebnisse Goettes nur in einer kürzeren Mitteilung niedergelegt sind, ist es das Verdienst Lillies, die Vorgänge der Gastrulation und Schalendrüsenbildung exakt und ausführlich dargestellt zu haben.

Zur Zeit der Bildung des Urdarms, die bedeutend früher stattfindet als die Einstülpung der Schalendrüse, besitzt der Embryo noch eine langgezogene, gedrungene Gestalt (Fig. 12). Die Entomeren *A, B, C, D* (Fig. 8) liefern das Material des Entodermsäckchens, indem sie sich vor der Einstülpung bedeutend an Zahl vermehren. Fig. 12 und Fig. 13 veranschaulichen den Vorgang der Urdarmbildung selbst. Sie lassen auch die Lage des jetzt noch frei mit der Außenwelt kommunizierenden Entodermsäckchens zu den übrigen Regionen des Embryos erkennen.

Charakteristisch ist besonders der Winkel zwischen dem Schalendrüsenfeld (*sdf*) und der oberen Lippe des Blastoporus (*bl*), die vom Wimperfeld (*w*) begrenzt wird. Dazwischen eingekeilt befindet sich der primäre Mesoblast *M* (zweite Somatoblast). Weiter nach vorn liegen die Zellen des larvalen Mesoblasten *Y*.

Nach und nach schließt sich der Blastoporus, das Säckchen schnürt sich ganz vom Ectoderm ab und lagert blind geschlossen (Fig. 16, S. 24) am hinteren Pol des Embryos, bis später die reife Larve zum Parasitismus gelangt.

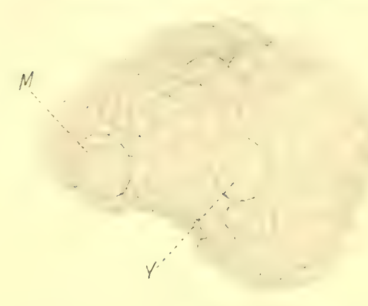


Fig. 12.
Gastrulastadium von *Unio complanata* in seitlicher Ansicht (nach LILLIE).

Der Verschluß des Entodermsäckchens wird gefördert durch die weitere Ausbildung des Wimperschildes (Fig. 15, 13 *w*), die wir hier, wenn auch zum Teil zuvorgreifend betrachten wollen. Es bildet sich allmählich eine Zellplatte, die vom hinteren Rand des Schalendrüsenfeldes bis zum Blastoporus reicht. Sie bedeckt sich mit feinen Cilien, welche durch ihre ununterbrochene Tätigkeit bis fast zur vollen Ausbildung des Glochidiums, die für *Anodonta*-Embryonen so charakteristische Rotation bewirken. (Bei *Unio* findet nach LILLIE wegen der schwachen Ausbildung der Cilien keine Rotation statt [vgl. auch S. 11.])

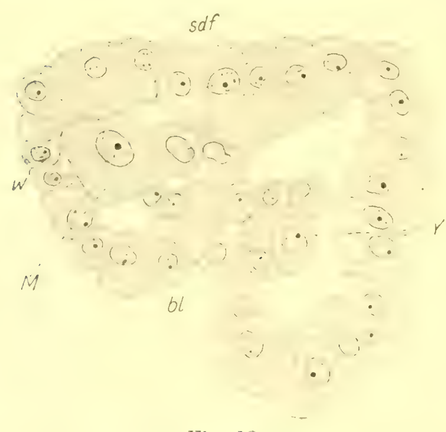


Fig. 13.
Anodonta cellenses: medianer Sagittalschnitt durch das Gastrulastadium. *w*, Wimperfeld. *sdf*, Schalendrüsenfeld; *bl*, Blastoporus; *M*, primärer Mesoblast; *Y*, larvaler Mesoblast. (Original.) Vergr. 320 : 1; verkl.

Nach der Anlage des Entodermsäckchens erfährt der Embryo eine Ausweitung. Die primäre Leibeshöhle wird stark vergrößert, indem das gesamte Zellmaterial einer Streckung unterworfen wird. Darauf beginnt die Einstülpung der Schalendrüsenzellen, jener Platte hochsäulenförmiger Zellen, deren Abstammung aus dem ersten Somatoblasten schon weiter oben hergeleitet wurde. Die Einbuchtung der Schalen-

drüse ist bei den Unioniden außerordentlich tief. Vergleicht man Fig. 14, so wird man begreifen können, daß FLEMMING, RABL und SCHIERHOLZ, denen feine Schnittmethoden noch nicht zu Gebote standen, leicht durch ein solches Bild getäuscht werden konnten. Überblicken wir diesen Abschnitt noch einmal, so dürfte aus den beigegebenen Bildern zur Genüge hervorgegangen sein, daß die vor (nicht nach wie GOETTE glaubte) der Schalendrüseneinstülpung stattfindende Anlage des Urdarms zunächst keineswegs einer »Atrophie und Rückbildung« (RABL) unterworfen ist. Erst im Verlauf der weiteren Entwicklung tritt das Entodermsäckchen vor der stark ausgebildeten Schalendrüse zurück. Während ersteres in der monatelangen Larvenperiode niemals in Funktion tritt und allein in der parasitischen Periode mit beginnender Darmausbildung wieder an Bedeutung gewinnt, ist die Schalendrüse, der die Bildung der bei *Anodonta* so mächtig entwickelten Glochidiumschale obliegt, für die junge Larve von größter Wichtigkeit. Wir haben es in diesem Wechselverhältnis mit einer engen Anpassung an die parasitische Lebensweise der *Anodonta*-Larve zu tun.

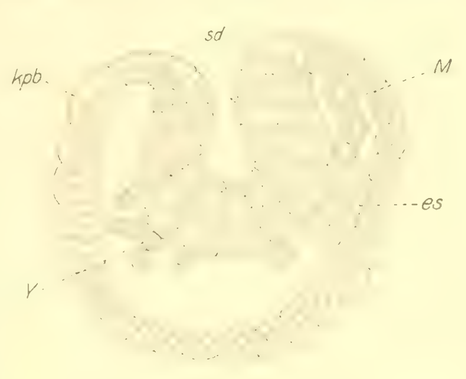


Fig. 14.

Anodonta cellensis, Stadium mit eingestülpter Schalendrüse *sd*; *es*, geschlossenes Entodermsäckchen; *kpb*, Kopfblase (optischer Sagittalschnitt, Original). Vergr. 300:1.

3. Ausbildung der jungen Larve.

Hand in Hand mit einer noch stärkeren Ausweitung des Embryos geht die Anlage der Larvenschale vor sich. Die eingestülpte Schalendrüse scheidet eine gelbliche, durchsichtige Substanz aus und stülpt sich darauf verhältnismäßig schnell wieder zurück, so daß keine Spur einer Einbuchtung mehr zurückbleibt. Dafür erscheint aber gleich darnach ein kleines, unpaares, durchsichtiges Schalenhäutchen über dem Schalendrüsenfeld. Die ehemals hohen säulenförmigen Zellen werden nach und nach immer dünner; im gleichen Maße dringt aber das Schalenhäutchen über die rechte und linke Hälfte des Embryos vor (Fig. 15). LILLIE nimmt an, daß das Wachstum der Schale von den Randzellen des Schalendrüsenfeldes aus stattfindet. Auf welche Weise Schloßlinie und Ligament, die bald — zunächst in Gestalt einer feinen

Mittellinie — auftreten, zu stande kommen, ist nicht bekannt. Schon früh erhebt sich die Schloßlinie firstartig über die wenig gewölbten Schalenhälften; gleichzeitig findet eine feine Einlagerung von kohlensaurem Kalk in letztere statt, was sich durch ein heftiges Aufbrausen nach Behandlung mit Sublimateisessig schon bei jungen rotierenden Stadien bemerkbar machte.

Große Veränderungen gehen zu dieser Zeit auch an der ventralen und vorderen Seite des Embryos vor sich. Gerade der ehemaligen Schalen-



Fig. 15.

Junge, noch nicht eingefaltete Larve von *Anodonta cell.* *sh*, Schalenhäutchen; *la*, larvaler Adductor; *lm*, larvale Mantelzellen; *kpb*, *lf*, Larvenfadendrüse mit Larvenfaden; *es*, Entodermsäckchen; *mes*, Mesodermstreifen; *my*, Myocyten; *msch*, Mundschild oder Oralplatte; *w*, Wimperfeld oder Ventralplatte. (Original.) Außer Fig. 96 sind die folgenden Figuren sämtlich Originale. Vergr. 168:1.

drüse gegenüber bemerkt man eine sanfte Einflachung (Fig. 15) des Ectoderms. Sie setzt sich zusammen aus zahlreichen kleinen, dichtgedrängten Zellen (Fig. 15, 19 *op*), die schon von FLEMMING beobachtet wurden. Er nannte die Region »Mittelschild« und deutete sie später als Anlage des Ösophagus. SCHIERHOLZ legte ihr den Namen »Mundschild« bei (was LILLIE in »Oralplatte« übersetzte) und konnte durch seine Beobachtungen während der parasitären Entwicklung die Vermutungen FLEMMINGS, die übrigens auch RABL teilte, bestätigen. Ehe es aber zu dieser Organbildung kommt, erleidet die ganze Anlage eine

starke Verschiebung zum hinteren Pol der jungen Larve. Man vergleiche nur Fig. 15, und Fig. 22, S. 30. Wir werden später noch ausführlicher zu betrachten haben (S. 28, 29), daß aus dem Mundschild nicht nur der Vorderdarm, sondern auch der ganze Fuß mit seinen, dem Ectoderm entstammenden Organen hervorgehen.

Am vorderen Pol des Embryos spielt sich eine weitere Neubildung ab, die für die zukünftige Larve bedeutungsvoll ist. Es treten dort sechs große Zellen mit gut ausgebildetem Nucleolus auf, die Lillie, Ziegler folgend, in ihrer Gesamtheit als »Kopfblase« bezeichnet hat, ohne daß sich meines Erachtens eine direkte Homologiesierung weder mit dem gleichnamigen Organ der Gastropoden noch mit dem präoralen Abschnitt des Velums der Lamellibranchiertrochophora durchführen läßt. Schon Rabl, der zwar nur drei dieser Zellen beobachtete, leitete aus ihnen die Larvenfadendrüse ab. Nach Lillie entsteht sie nur aus der mittelsten der sechs Zellen, die von vorneherein etwas tiefer liegt als die übrigen und nach und nach ganz in die primäre Leibeshöhle hineinsinkt. Sie soll sich dann, im Wachstum von den fünf andren Zellen unterstützt, nach hinten über den larvalen Adductor schlingen (s. Nr. 43, Fig. 74, 79) rechts vom Entodermsäckchen vorbeiziehen, ide ventralen Mantelzellen durchdringen und wieder an der Ausgangsstelle anlangen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung legt sie dieselbe Bahn noch zwei bis dreimal zurück. Den Larvenfaden denkt sich Lillie »nicht so sehr durch Secretion in das Lumen der Zelle, als durch eine wirkliche Umwandlung der Zellsubstanz« entstanden. Er läßt aber auch die Möglichkeit offen, daß zahlreiche Mesodermzellen, die später die Drüse umhüllen, sich am Wachstum und an der Excretion beteiligen.

Ohne eine genaue, eine enge Kette von Stadien berücksichtigende Nachprüfung anzustellen, wäre man nicht berechtigt, diese Darstellung Lillies anzugreifen. Sie stimmt zudem auch gut mit der Tatsache überein, daß im Glochidium der Larvenfaden, ehe er ausgestoßen wird, den Adductor mehreremal umschlingt (vgl. auch Fig. 15, [*kpb*]). Dennoch hielt ich mich für verpflichtet, hier kurz auf einige eigene Befunde einzugehen, die allem Anschein nach Lillie entgangen sind. Fig. 16 zeigt einen Sagittalschnitt durch eine junge Larve, bei der gerade die Einfaltung des Mantels beginnt. An der Ventralseite sieht man, eingebettet in die larvalen Mantelzellen, ein verhältnismäßig großes Bläschen das einen Ballen gelber conchyolinartiger Substanz umschließt. In Fig. 17 ist ein etwa 20—25 μ weiter seitlich geführter Schnitt derselben Serie abgebildet. Man bemerkt, daß das Säckchen bis zum

vorderen Pol des Embryos reicht und sich hier nach außen öffnet. Aus seiner Mündung dringt ein unregelmäßiger Faden derselben gelben Substanz hervor, wie wir sie in Fig. 16 schon antrafen. Nur in einem Fall besaß das Säckchen die geblähte Gestalt, wie sie in Fig. 16—17 zum Ausdruck kommt, zumeist waren Bilder wie Fig. 18, die einem Querschnitt durch die junge Larve entnommen ist, anzutreffen. Es ließ sich an weiteren Schnittbildern auch verfolgen, wie dieses Gebilde immer mehr in (oder vielleicht auch zwischen) die larvalen Mantelzellen rückte und schließlich ganz an die Außenseite zu liegen kam, d. h.

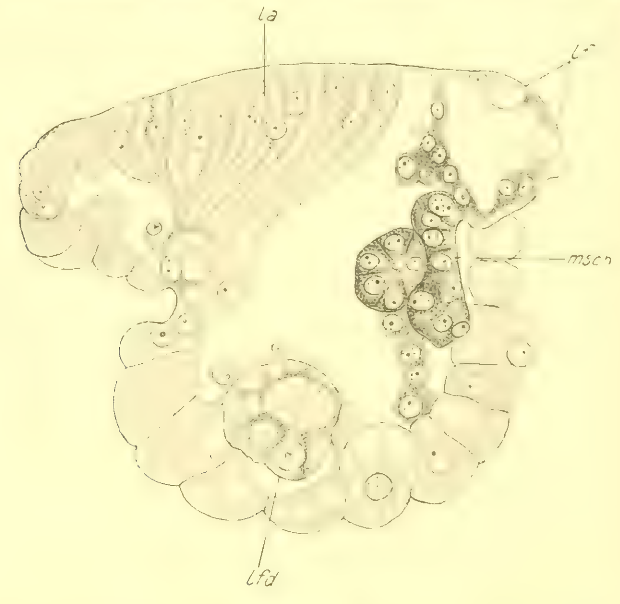


Fig. 16.

Medianer Sagittalschnitt durch eine junge, noch nicht eingefaltete Larve von *Anodonta cell.* (Erklärung wie in Fig. 15). Vergr. 320 : 1.

genau an die Stelle, an der, wie wir später noch sehen werden, beim reifen Glochidium die Larvenfadendrüse gelegen ist. Daher stehe ich nicht an, jene Bläschen als Entwicklungsstadien der Larvenfadendrüse aufzufassen, es bleibt jedoch weiteren Nachforschungen vorbehalten, ihre genaue Ableitung aufzuklären. Vielleicht dürfte sich dabei die folgende Deutung, welche eine Vereinigung der Befunde LILLIEs mit den meinigen anstrebt, bestätigen. Es scheint mir durchaus nicht ausgeschlossen zu sein, daß die »Kopfblase« LILLIEs (s. meine Fig. 15, S. 22) mit dem nach den Fig. 16, 17 geschilderten Bläschen (*lfd*) identisch ist. Man müßte dann annehmen, daß die »Kopfblase« (*kpb*) während der Ein-

faltung des Mantels im gleichen Sinne wie die Oralplatte (Fig. 15*op*) und gleichzeitig mit ihr eine Verlagerung erfährt. Es ist leicht vorstellbar, wie auf diese Weise die Kopfblase allmählich die definitive Lage der Larvenfadendrüse (Fig. 22, 23 [*lfd*]) einnimmt. Das Bläschen in Fig. 16, 17 hat in der Tat diese Lage inne.

Jedenfalls würde ein Organ, wie das eben beschriebene, weit besser die Secretion des Larvenfadens leisten können, wie die einzelne Zelle, die LILLIE in seiner Fig. 74 darstellt. Damit wäre dann auch eine neue Grundlage für jene auf S. 37 erwähnte Hypothese LILLIES und LEFEVRE und CURTIS' gegeben, die besagt, daß die Larvenfadendrüse die wichtige Funktion eines larvalen Excretionsorgans vollführe, daß der Larvenfaden nichts anderes darstelle, als das in feste Form übergeführte, daher, der noch in der Eihülle weilenden Larve, unschädliche Excret. Wenn man bedenkt, daß infolge der lang andauernden Rotation des Embryos gewiß ein gesteigerter Stoffwechsel stattfinden muß, aber bei *Anodonta* bisher noch kein der Urniere der *Dreissensia*- oder *Cyclas*-Larve homologes Organ aufgefunden wurde, so hat die Hypothese sehr viel Berechtigtes an sich. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß trotzdem der Larvenfaden bei der Vermittlung des Parasitismus noch eine Rolle spielt.



Fig. 17.
Austritt des Larvenfadens, Schnitt aus der gleichen Serie wie Fig. 16. Vergr 320 : 1.

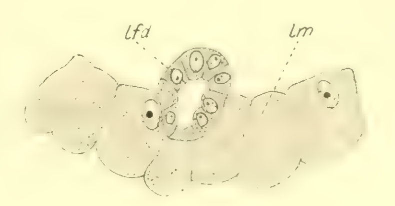


Fig. 18.
Larvenfadendrüse zwischen larvalen Mantelzellen. (Aus einem Querschnitt durch eine junge Larve.) Vergr. 300 : 1.

In der Betrachtung der Ausbildung des Ectoderms fortschreitend, wäre noch kurz der embryonalen Mantelzellen zu gedenken (Fig. 15, 16, 17, *lm*). Sie bilden ausschließlich die seitlichen Hälften der jungen Larve, umgreifen vorne die »Kopfblase« und reichen über den ventralen Abschnitt bis hinten, zum Mundschild. Eine bemerkenswerte Umgestaltung erleiden sie genau auf der Mittellinie vom Mundschild bis zur

Larvenfadendrüse. Sie nehmen dort eine lange, schmale Gestalt an (Nr. 43, Fig. 80) und bilden die schon von FLEMMING beobachteten »Nahtzellen«. Von besonderem Interesse sind schließlich noch die Sinnesborstenzellen, die aus vier Paar symmetrisch gelegenen Mantelzellen hervorgehen. (Vgl. Fig. 22, 23).

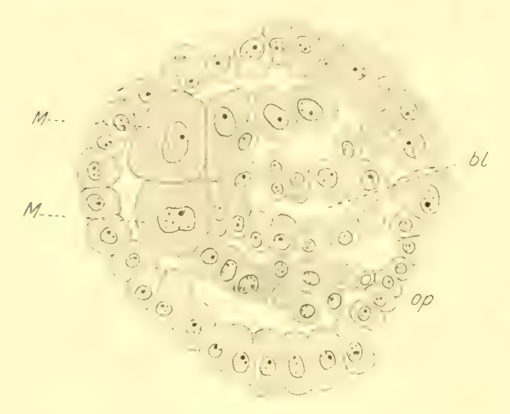


Fig. 19.

Mesodermstreifen *mes* in einem nahezu frontal geführten Schnitt durch ein Gastrulastadium von *Anodonta cell.* *MM*, primärer Mesoblast; *op*, Oralplatte. (Original.) Vergr. 300 : 1.

Wie wir im ersten Abschnitt bereits sahen, gehen die Organe des Mesoderms aus zwei Uranlagen hervor. Die Zellen des primären Mesoblasten hatten wir bis zur bilateralen Teilung nach vollzogenem Eintritt in die Furchungshöhle (Fig. 11, 13) verfolgt. Sie lagen im hinteren oberen Abschnitt des Embryos zwischen Entodermsäckchen und Schalendrüse. In der jungen Larve entwickeln sie sich durch eine Reihe sehr regelmäßig verlaufender Teilungen zu zwei Mesodermstreifen, die zu-

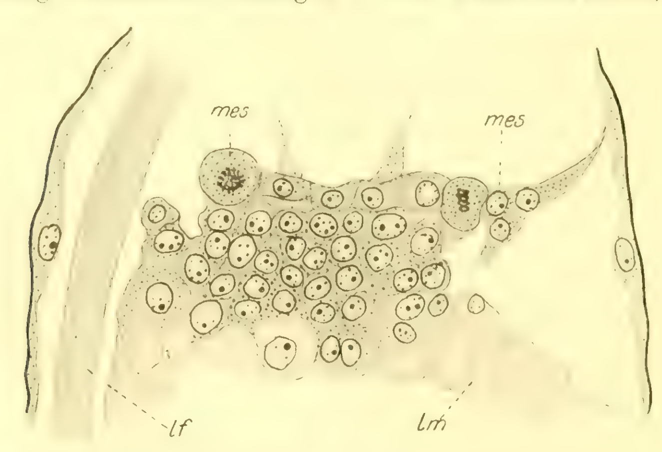


Fig. 20.

Mesodermstreifen *(mes)* einer ganz jungen, uneingefalteten *Anodonta*-Larve *mes*. (Symmetrische Mitose im rechten und linken Flügel!). *lf*, Larvenfaden. Vergr. 375 : 1.

nächst vom Entodermsäckchen aus hörnerartig in die primäre Leibeshöhle hineinragen. Fig. 19—21 veranschaulichen einzelne Stadien die-

ser Entwicklung. Es ist besonders auffallend, wie lange an Stelle der ehemaligen Mesoblasten eine große, mit umfangreichem Kern versehene Zelle jederseits bestehen bleibt.

Der larvale Mesoblast, der in Fig. 13 mit seinen Derivaten mehr ventral vom Entodermsäckchen gelegen ist, erfährt zu dieser Zeit eine viel weitgehendere Umbildung. Das Resultat vieler unregelmäßiger Teilungen ist ein Haufe von Zellen, die anscheinend unregelmäßig im Innern lagern. Allmählich nehmen sie aber eine längliche Gestalt an, und spannen sich darauf, höchst regelmäßig verteilt, als sogenannte Myocyten durch alle Abschnitte des Embryos. Der größte Teil der Myocyten ordnet sich im oberen, vorderen Drittel der Larve zu einem starken Bündel zusammen und bildet so den larvalen Adductor. Fig. 15, S. 22 zeigt sowohl den eben in Entstehung begriffenen Adductor als

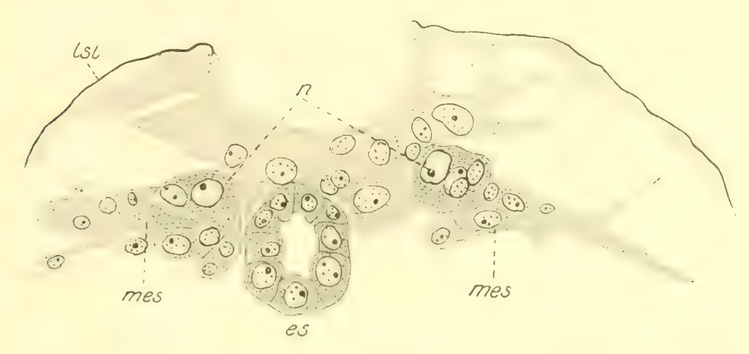


Fig. 21.

Mesodermstreifen *mes* bei einer jungen *Anodonta*-Larve mit beginnender Einfaltung. Rechts und links vom Entodermsäckchen *es* symmetrische Zellgruppen *n*. Vergr. 375 : 1.

auch einige der wichtigsten Myocyten. Charakteristisch für letztere ist die paarweise, völlig symmetrische Anordnung innerhalb der Larve. Die genaue Beschreibung ihrer Lage bleibe bis zur Schilderung des reifen Glochidiums vorbehalten. Hier sei nur noch jene interessante Deutung von Schierholz erwähnt, der glaubt, daß die Myocyten die Einfaltung des larvalen Mantels und die Vertiefung der seitlichen Gruben durch Zug nach innen bewirken. Lillie hingegen ist der Meinung, daß diese Vorgänge die Folge ungleichen Wachstums sind.

Das Entodermsäckchen, das einzige entodermale Organ der jungen Larve, erfährt in dieser Entwicklungsperiode kaum eine Veränderung. Es liegt dicht dem Mundschild an und besitzt mitunter ein so enges Lumen, daß es nur wie ein Zellhäufchen erscheint.

4. Übergang zum Glochidium.

Die Umwandlung der jungen Larve in das Glochidium ist in der Hauptsache gekennzeichnet durch die völlige Ausbildung der Schale und eine Umlagerung embryonaler Regionen, welche durch die Einfaltung des larvalen Mantels bewirkt wird. Neu gebildet werden nur noch die seitlichen Gruben und die gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere.

Wie die Schalenbildung im einzelnen vor sich geht, entzieht sich noch unsrer Kenntnis. Von keinem Beobachter ist sie eingehender dargestellt worden, da der Vorgang außerordentlich schwer zu beobachten ist. Die histologischen Elemente der Schalenregion lassen mit unsern heutigen Hilfsmitteln kaum ein näheres Studium zu.

Wir kennen hingegen schon seit FLEMMING recht genau den Vorgang der Einfaltung der Mantelflächen und die Verschiebung der definitiven Anlagen in ihre endgültige Lage. Die Einfaltung beginnt am vorderen Pol der jungenLarve in der Gegend der »Kopfblase«. (Fig. 15, S. 22) und greift dann immer weiter nach hinten über. (Vgl. auch die guten diesbezüglichen Abbildungen FLEMMINGS Nr. 17 Taf. III, Fig. 3, 4, 8, 11 und Taf. IV, Fig. 7, 8, 12—18.) Örtlich die weiteste Verlagerung erfährt das Mund-, auch Mittelschild (FLEMMING) oder die Oralplatte (LILLIE). Sie rückt von der Ventralseite der jungen Larve (Fig. 15, S. 22) ganz bis an das Hinterende des Glochidiums (Fig. 22, S. 30) und verschmilzt dort mit der »Ventralplatte«, wie LILLIE das Wimperfeld auf diesem Stadium nennt. (Der Name Ventralplatte deutet auf die Abstammung vom ersten Somatoblasten hin und ist von LILLIE aus der Annelidenentwicklung übernommen.) LILLIE ist der Meinung, daß bei der Begegnung von Oral- und Ventralplatte letztere vorwärts über larvale Mantelzellen hinwegwächst, gibt auch in seinen Fig. 83, 84 dementsprechende Bilder. Nie konnte ich an meinem Material derartiges beobachten und möchte fast annehmen, daß dem Befunde LILLIES ein durch Reagentien deformiertes Objekt zu grunde gelegen hat. Die Ventralplatte ist insofern für die junge Larve von großer Bedeutung, als von ihr aus durch lebhafte Zellteilung zwei seitliche Fortsätze entstehen, die das Material für die seitlichen Gruben liefern. FLEMMING, der diese Vorgänge sehr sorgfältig beobachtet hat, nimmt nicht das ganze Wimperfeld für diese Neubildung in Anspruch. Er unterscheidet innerhalb des Wimperfeldes eine besondere Anlage, die in ihren Leistungen ganz der Ventralplatte LILLIES entspricht. Infolge der falschen Orientierung nannte er sie »Vorderwulst«. Ausführlich

schildert er S. 67—69 an Hand der Fig. 15—18 die Bildung der seitlichen Gruben und kommt zu dem Resultat, daß der »Vorderwulst« ganz in die Neubildung aufgeht, daß sich die Zellen des Wimperfeldes hingegen eng an die Hinterränder der Gruben anlegen. Dieser Darstellung möchte ich um so eher Glauben schenken, als ich beim Studium des Fußwulstes des Glochidiums nie Spuren einer Verschmelzung von Oral- und Ventralplatte vorfand, wie man es nach LILLIES Schilderung wohl hätte erwarten können. Daher dürfte für die Bildung des Fußwulstes ausschließlich die Oralplatte in Betracht kommen.

Die Vorgänge der Einfaltung und Umlagerung werden am besten verständlich werden, wenn wir nunmehr zur Betrachtung des reifen Glochidiums übergehen und rückblickend die ausgewachsene Larve mit der jungen vergleichen.

Beim Glochidium sind die rein larvalen Bestandteile von den definitiven zu unterscheiden. Zu ersteren sind zu rechnen Schale, embryonale Mantel- und Sinneszellen, Larvenfadendrüse und larvaler Adductor, nebst Myocyten, außer dem Adductor und den Myocyten sämtlich ectodermalen Ursprungs. An letzteren sind alle drei Keimblätter beteiligt, und zwar zunächst das Ectoderm mit dem Fußwulst, den seitlichen Gruben und dem Körperepithel, das Entoderm mit dem Entodermsäckchen und endlich das Mesoderm mit den Mesodermstreifen der gemeinsamen Anlage von Herz, Pericard, Niere und Geschlechtsorganen. In dieser Reihenfolge sollen die Organe einzeln einer näheren Besprechung unterzogen werden. Es sei jedoch zuvor noch darauf aufmerksam gemacht, daß sich außer der Schale im allgemeinen die larvalen und definitiven Bestandteile schon äußerlich durch ihre verschiedene histologische Beschaffenheit unterscheiden lassen. Die larvalen besitzen großes Zellmaterial und nehmen im Präparat nur wenig Farbe auf, die definitiven bestehen hingegen aus kleinen, dichtgedrängten Zellen, bei denen sich aber sowohl die Kerne, als auch das Plasma durch starke Färbbarkeit auszeichnen. (Vgl. Nr. 17, Taf. III, Fig. 11.)

Das Glochidium (Fig. 22, Fig. 23, S. 30) von *Anodonta* ist etwa 0,306 mm lang und 0,292 mm hoch. Der Weichkörper der Larve liegt eingebettet in zwei gleich großen perforierten Schalen von der Form eines abgerundet ungleichseitigen Dreiecks. An der Basis sind die Hälften durch das ursprünglich einheitliche Schalenhäutchen (Fig. 22, S. 30 *sh*), sowie im hinteren Drittel auch noch durch ein kleines, inneres Ligament (Fig. 22, Fig. 25, S. 30 *l*) verbunden. Die vordere Schalenkante übertrifft die hintere etwas an Länge. An den Schnitt-

Fig. 22.

Ventrale Aufsicht auf ein aufgeklapptes *Anodonta*-Glochidium (spec. *cellensis*). *sha*, Schalenhaken; *la*, larvaler Adductor; *lfd*, Larvenfadendrüse, *lm*, larvale Mantelzellen; *sb*, Sinnesborsten; *sg*, seitliche Gruben; *fw*, Fußwulst; *es*, Entodermsäckchen; *mes*, Mesodermstreifen. Vergr. 160 : 1.

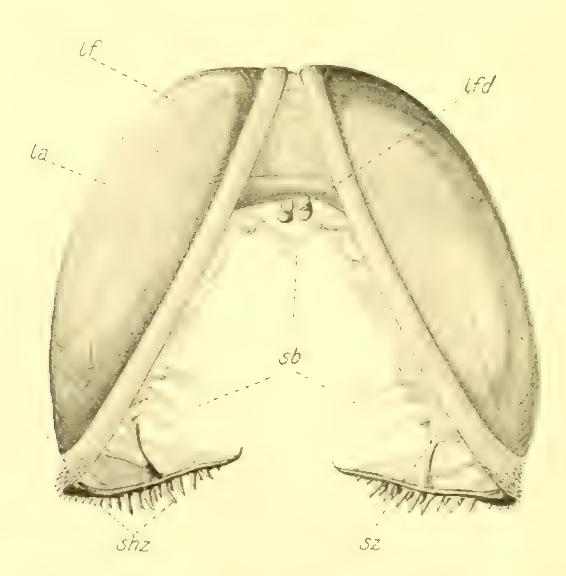


Fig. 23.

Anodonta glochidium von vorn gesehen. *sz*, Schließzelle der Schalenhaken; *shz*, Schalenhakenzähnchen. (Übrige Bezeichnung wie Fig. 22.) Vergr. 160 : 1.

punkten beider entspringen die mächtigen, einklappbaren Schalenhaken *sha*, welche dem *Anodonta*-Glochidium vor dem aller anderen Unioniden ein solch charakteristisches Aussehen verleihen. Die Haken sind spießförmig, in der Mitte gebrochen und kehren so dem Schaleninnern eine hohle Fläche zu. Von der scharf nach innen umgebogenen Spitze (Fig. 23, Fig. 65, S. 101) spannen sich segelförmig jederseits feine chitinige Häutchen bis zum Schalenrand, die wahrscheinlich Teile des ursprünglichen Schalenhäutchens darstellen. Auf der Außenfläche tragen die Haken mehrere Reihen scharfer Zähnchen (Fig. 22, 23, Fig. 65, S. 101 *shz*), die auf die Schalenhälften hinübergreifen. Die Zähnchen selbst sind messerartig zugeschärft und leicht nach innen umgebogen (Fig. 65). Die Schalenränder sind doppelt konturiert und leistenförmig gegen die Flächen abgesetzt. JACKSON deutet (Nr. 75, S. 368) die innere Linie als Zuwachsstreifen. Die Larvenschale in ihrer Gesamtheit vergleicht er direkt mit dem Prodissoconch mariner Lamellibranchier, wie *Modiola*, *Cardium* und *Ostrea*; er leitet sogar aus ihrer Form gewisse Rückschlüsse (S. 369) auf die Vorfahren der Unioniden ab, die wir hier aber nicht näher erörtern können.

Die innere Schicht des embryonalen Mantels füllt weitaus den größten Teil der Schalenflächen aus. Ihre großen durchsichtigen Zellen *lm* drängen sich dicht an die definitiven Anlagen des hinteren Larvenabschnittes (Fig. 22) heran, bedecken den Adductor und reichen sonst überall bis an den Schalenrand. Charakteristisch für ihren histologischen Bau sind die zahlreichen Vacuolen innerhalb des Plasmas, sowie die verhältnismäßig großen Kerne (Fig. 16, 24, 25).

Umgewandelte Mantelzellen sind die vier Paar Sinneszellen, die je eine rechts und links vom Adductor, zu je dreien unterhalb des Schalenhakens gelegen sind (Fig. 22). Sie wölben sich stark aus der Ebene der larvalen Mantelzellen hervor und tragen auf ihrer Kuppe ein Büschel langer, steifer Borsten (Fig. 23). Im feineren Bau ähneln sie sehr Flimmerzellen, tragen z. B. einen Cuticularsaum und eine deutliche Kette von Basalkörperchen und besitzen wahrscheinlich auch Faserwurzeln. Schon FLEMMING und RABL haben darauf aufmerksam gemacht, daß die Sinnesborstenzellen zipfelförmige Ausläufer aufweisen, die augenscheinlich bei der Fortleitung des Reizes eine Rolle spielen.

Die Larvenfadendrüse liegt beim Glochidium dicht an den Fußwulst gerückt in der Mitte über dem Adductor (Fig. 22, 23), mitunter auch etwas seitlich. Sie wölbt sich über die Mantelzellen hervor, was in Fig. 23 deutlich zum Ausdruck kommt. Ihre Form ist jetzt lang und

flaschenförmig, die Austrittsöffnung des Larvenfadens liegt am vorderen Ende (Fig. 22).

Als letzte larvale Bestandteile sind zu betrachten der Adductor und die Myocyten. Der Adductor besitzt auf diesem Stadium seine stärkste Ausbildung. Gut halb so breit wie die Schalenbasis erstreckt er sich im vorderen Abschnitt des Glochidiums von einer Schale zur andern (Fig. 22, 23). Er baut sich auf aus feinen, glatten Muskelfasern von spindelförmiger Gestalt. Die Kerne sind schmal elliptisch. In der

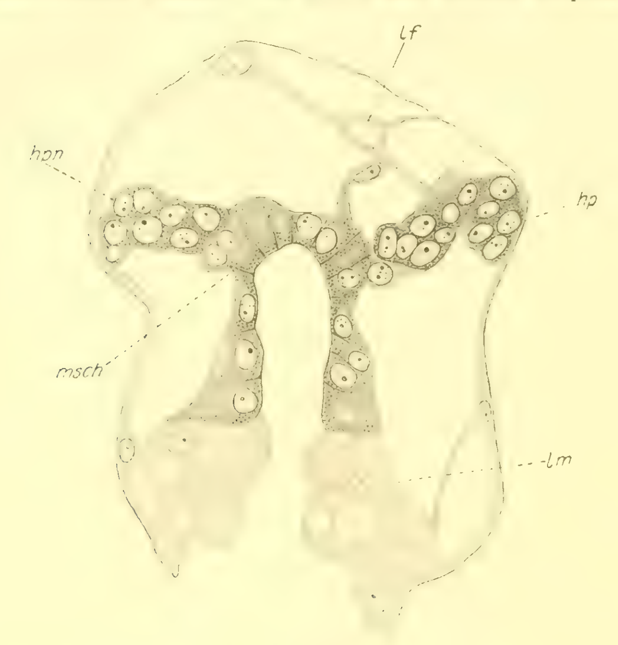


Fig. 24.

Querschnitt durch die hinterste Partie eines *Anodonta* Glochidiums. *hpn*, gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere. Vergr. 400 : 1.

Jugend macht sich gegen die Pole der Spindeln eine körnige Struktur des Plasmas bemerkbar (Fig. 15). Mit den Muskelfasern gleichen Ursprungs sind die schon im vorhergehenden Kapitel erwähnten Myocyten. Sie gleichen ihnen auch sehr im Bau, sind aber im allgemeinen noch schmäler wie die Muskelfasern. In einem Fall, es handelt sich um das Paar, welches sich jederseits von der halben Höhe der inneren Mantelschicht bis zur Ansatzstelle des Adductors hinzieht, ist die Myocytenzelle hingegen vielpolig (Fig. 15). Schierholz hat sechs Paar Myocyten beschrieben und glaubt, daß davon vier Paar ihrer Lage nach konstant seien. Sehr wahrscheinlich sind aber mindestens neun Paar konstant

verlaufende im reifen Glochidium vorhanden. Es ist durchweg Regel, daß sie mit dem einen Ende an symmetrischen Punkten der Larvenschale inserieren und dann ebenso symmetrisch an Punkten des Weichkörpers ansetzen, gleichsam als ob der Weichkörper an einem System von Bändern aufgehängt sei. So sind reichlich versorgt, Fußwulst, seitliche Gruben und Mesodermstreifen (Fig. 24, Fig. 25, Fig. 62 *my*, S. 98). Besonders modifizierte Myocyten sind wahrscheinlich auch die beiden Schließzellen der Schalenhaken, wie sie in Fig. 65, S. 101 *sz* zur

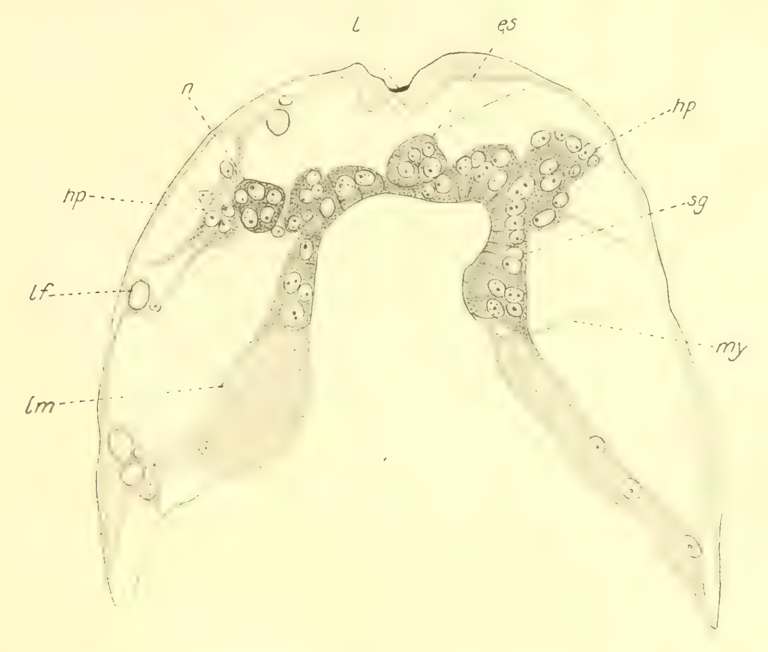


Fig. 25.

Querschnitt durch ein etwas älteres Glochidium. Das Nierenbläschen *n* sondert sich aus der gemeinsamen Organanlage. Vergr. 320 : 1.

Darstellung gelangt sind. Sie haben die Aufgabe im Moment des Anheftens an den Fisch die Haken einzuziehen.

Von den definitiven Bestandteilen des Glochidiums wäre zunächst das äußere Körperepithel zu nennen, das ja auf seine größte Erstreckung hin die äußere Schicht des larvalen Mantels bildet und im Lauf der parasitischen Periode bei der Ausbildung des definitiven Mantels große Bedeutung gewinnt. Es hat eben die Bildung der Larvenschale vollendet und ist daher in seinen Zellelementen stark reduziert. Auf Querschnitten (Fig. 24, 25) erscheint es nur als feiner Plasmasaum in den hin und

wieder ein Kern eingelagert ist. Dichter und massiver werden die Zellen des Epithels an den Schalenrändern. Sie bilden hier gleichsam schlummernde Wucherungszonen des definitiven inneren Mantelepithels.

Erst neuerdings, durch die Untersuchungen von MEISENHEIMER bei *Dreissensia* und *Cyclas* und durch die Beobachtungen von HARMS bei den Unioniden hat das äußere Körperepithel als vermeintlicher Bildungsherd der paarigen ectodermalen Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen weiter an Bedeutung gewonnen. Ich muß gestehen, daß mir die einwandfreie Isolierung dieser Primitivanlage im *Anodonta*-Glochidium außerordentliche Schwierigkeiten bereitet hat. Der Grund dafür ist

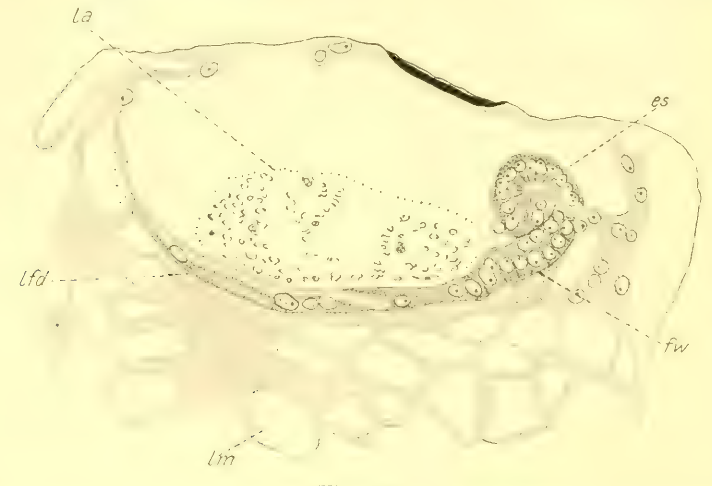


Fig. 26.

Medianer Sagittalschnitt durch ein reifes Glochidium. *es*, Entodermsäckchen; *fw*, Fußwulst; *lm*, larvale Mantelzellen. Vergr. 208 : 1.

zu suchen in den engen Beziehungen, die schon mit Beginn der Einfaltung des larvalen Mantels zwischen ectodermaler Anlage und Mesodermstreifen bestehen. Die Mesodermstreifen, welche bei der jungen Larve noch frei nach vorn oben vom Entodermsäckchen in die primäre Leibeshöhle ragen, erfahren bei der Einfaltung oder im Verlauf der weiteren Ausbildung des Glochidiums eine starke Umlagerung. Sie ziehen nunmehr vom hinteren Pol des Entodermsäckchens zu beiden Seiten der seitlichen Gruben nach hinten (Fig. 25, S. 33). Bei der Wichtigkeit, welche diese Verhältnisse für die Ableitung oben genannter Organe besitzen, sei hier auf eine ausführliche Darstellung verzichtet. Man vergleiche im Kapitel von der Organbildung den besonderen Ab-

schnitt 8. »Gemeinsame Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen.« (S. 117.)

Die seitlichen Gruben (Fig. 22 *sg*) besitzen im reifen Glochidium ein ansehnliches Lumen. Ihre Ränder wölben sich besonders seitlich stark über dasselbe hinweg (Fig. 25, S. 33). Wie wir später noch sehen werden, gehen aus ihnen die Kiemenpapillen hervor. Beim überwinterten Glochidium findet man mitunter schon in der dorsalen Wand der Gruben die ersten Anlagen von Cerebral- und Visceralganglion (Fig. 25).

Mitten zwischen den seitlichen Gruben liegt etwas nach vorn gerückt der Fußwulst (Fig. 22, S. 30 *fw*). Er überdeckt bei normaler Stellung der Larvenschale gerade das Entodermsäckchen. Hat die Larve hingegen die Schalen weit aufgeklappt, so verlagert sich das Entodermsäckchen in eine, gewöhnlich in die linke, Schalenhälfte (Fig. 22). Es wurde schon am Eingang dieses Abschnittes darauf hingewiesen, daß wir wahrscheinlich den Fußwulst als eine einheitliche, der Oralplatte entstammende Anlage aufzufassen haben. Man vergleiche den Sagittalschnitt Fig. 26 *fw*. Ohne eine Unterbrechung gehen die Zellen des Fußwulstes in die der Larvenfadendrüse über. Auch fand ich auf Schnittbildern außer einer leichten Einsenkung am Vorderrand des Fußwulstes keine Spur einer besonderen Mundschildgrube (SCHIERHOLZ) oder Mittelschildtasche (FLEMMING).

Das Entodermsäckchen (Fig. 26 *es*) ist im Vergleich mit Fig. 16 S. 24 wesentlich weiter entwickelt. Es hat sich etwas in die Länge gestreckt und bereitet den Durchbruch des Afters vor.

III. Biologie der parasitären Periode.

Unter allen Gattungen der Unioniden ist bei *Anodonta* der Parasitismus weitaus am stärksten ausgeprägt. Das zeigt sich nicht nur im Bau der Larven, sondern auch in den ganzen Verhältnissen, welche die Periode des parasitischen Lebens betreffen.

Übergang zum Parasitismus.

1. Wirt.

LEYDIG beobachtete die ersten parasitierenden Larven an Cypriniden, vor allem am Spiegelkarpfen. SCHIERHOLZ fand sie am häufigsten am Barsch, FAUSSEK am Stint. Die ausführlichste Liste über das Vorkommen in der Natur verdanken wir HAZAY. Er gibt an:

Perca fluviatilis, Acerina cernua, Acerina Schraetzer, Cyprinus carpio, Rhodeus amarus, Carassius vulgaris, Tinca vulgaris, Leuciscus virgo.

Cottus gobio und *Squalius cephalus*. Georg Wegener erweiterte diese Liste nach seinen Befunden im Pregel und im frischen und kurischen Haff für *Unio*-Glochidien um: *Alburnus alburnus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gasterosteus pungitius*. *Anodonta*-Glochidien fand er außer an zwei oben genannten Wirten noch an *Esox lucius*. (Nr. 56 S. 252.)

Wie die Übersicht zeigt, handelt es sich zumeist um schlammliebende Fische oder doch solche, die bei der Nahrungssuche dicht über den Untergrund hinstreichen. Für künstliche Infektionen verwandte Harms mit gutem Erfolge kleinere Weißfische und Elritzen. Auch mir haben sie gute Dienste geleistet. Die besten Erfolge erzielte ich jedoch an einem etwa 20 cm langen Hecht. In zwei kurz nacheinander folgenden Infektionen lieferte er weit über 1000 Najaden. Verschiedentlich habe ich auch größere Mengen von Stichlingen benutzt; sie sind aber wegen der mannigfachen Erkrankungen nicht zu empfehlen. Die interessantesten Versuche dieser Art hat Faussek angestellt. Es gelang ihm nicht nur, am Barsch, Ukelei und Neunauge Infektionen durchzuführen, sondern auch am Axolotl und Proteus. Bei Kaulquappen von Rana und Pelobates gelang die Infektion in gleicher Weise; im Lauf der Entwicklung wurden aber die Larven — wahrscheinlich infolge der Häutung — wieder abgeworfen.

2. Die Art der Anheftung.

In der Regel heften sich die *Anodonta*-Glochidien vermöge ihrer Größe an den Flossen fest. Man trifft sie jedoch auch an den Kiemen, den Kiemendeckeln, am ganzen Bauchepithel, an den Lippen an, überhaupt an jeder Stelle des Fisches, die imstande war, auf die feinen Sinneshaare einen Berührungsreiz auszuüben. Wie gelangen sie dorthin? Bei künstlichen Infektionen zwingt man durch einen niedrigen Wasserstand die Fische dicht über den Boden des Gefäßes hinzustreichen; man befördert auch noch durch Rühren oder ausströmende Wasserstrahlen eine feine Verteilung der Larven über den verfügbaren Raum. Ähnliche Vorgänge werden sich in der Natur abspielen. Die Fische gehen auf dem Grund der Gewässer ihrer Nahrung nach und wirbeln durch ihre Eigenbewegung oder durch den Strom des Atemwassers die dort flottierenden Glochidienmassen auf. Sowie die Sinneshaare mit irgend einem Teil des Fisches in Berührung kommen, findet eine heftige Kontraktion des larvalen Adductors statt und die Haken schlagen sich tief in die Epidermis der Wirtes ein. Häufig umklammert das Glochidium dabei einen Flossenstrahl, wie es Fig. 64, S. 100 und Fig. 45, S. 70 erkennen lassen. Welch wirksames Werkzeug bei der

Anheftung die Schalenhaken sein müssen, zeigt ein Bick auf die Totalfiguren der Larven oder besser noch auf das Querschnittsbild in Fig. 65, S. 101. Zuerst dringt wohl die äußerste, umgebogene Spitze in die Epidermis ein; die scharfen Zähnchen auf der Außenseite reißen dann nach Art der Zähne einer Säge die Wunde möglichst tief auf. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Zähnchen wohl nicht, wie Harms annimmt, als Widerhäkchen funktionieren, die ein vorzeitiges Abfallen verhindern, da sie deutlich, wie auch Harms selbst angibt (Nr. 21, S. 803), gegen die Hakenspitze nach innen und nicht nach außen gerichtet sind, was man von Widerhäkchen erwarten sollte.

Eine wichtige Rolle bei dem Vorgang der Anheftung spielt jedenfalls auch noch der Larvenfaden. Bis auf Lillie deutete man ihn ausschließlich als ein Kleborgan, das ein Anheften an den Fisch auch dann schon bewerkstelligen sollte, wenn die Haken das Epithel noch nicht erreichen konnten. Schierholz gibt an, daß sich die Glochidien mit dem Klebfaden auch an Steinen und Pflanzen auf dem Boden der Gewässer festheften, damit sie nicht, in Vertiefungen und Spalten versunken, von vorneherein der Möglichkeit einer Infektion entzogen blieben. Weit sicherer und auch heute noch allgemein anerkannt ist die Beobachtung, daß die Larvenfäden der reifen Glochidien, wenn sie als schleimige Masse ausgestoßen werden, oft ineinander verflochten sind. Gelingt es nun einem, sich an einen Fisch festzuheften, so zieht er eine ganze Kette anderer hinter sich her. In den Aquarien bemerkt man mitunter noch tagelang nach der Infektion, wie die Fische solche Stränge nachschleppen und dadurch den Glochidien eine weitgehende Möglichkeit, auch noch zum Parasitismus zu gelangen, gewähren. Schierholz vermutet noch eine weitere Bedeutung des Larvenfadens. Er sagt (Nr. 51, S. 18): »Möglicherweise findet nebenbei eine Resorption des Fadens statt, so daß die einer direkten Nahrungsaufnahme noch unfähige Larve sich so eine Zeit lang zu ernähren vermag.« Im Gegensatz dazu halten Lillie und neuerdings auch Lefevre und Curtis die Larvenfadendrüse für ein Exkretionsorgan. Die Verwendung als Klebfaden betrachtet Lillie nur als sekundäre Funktion. »Its primitive function, both ontogenetically and phylogenetically was probably excretion.« (Nr. 43, S. 53, 54.) Er bringt sie direkt in Parallele mit der Urniere der Trochophora, wenn er weiter sagt: »If its function be not that of excretion in the strict sense of the word, we would have the anomaly of an active larva without any provision for the excretion of waste products«. Die feste Form des Exkrets in Gestalt des hyalinen Larvenfadens hält er für eine Anpassung an den langen Aufenthalt

der bereits reifen Larven in der Dotterhaut. In löslicher Form würde hier das Exkret nur schädlich wirken. LEFEVRE und CURTIS, die besonderes Gewicht darauf legen, daß sich der Larvenfaden nach dem Platzen der Dotterhaut im Wasser sehr bald löst, erhoffen weitere Gesichtspunkte von einem vergleichenden Studium aller ihnen zur Verfügung stehenden Larvenformen, insbesondere verfolgen sie die Frage, ob nicht bei den, einen Larvenfaden entbehrenden Glochidien, eine der Drüse homologe Bildung auftritt.

3. Die Cystenbildung.

Die ersten sorgfältigen Beobachtungen über den Verlauf der Cystenbildung machten FAUSSEK und HARMS. Neuerdings haben LEFEVRE und CURTIS mit ihrer Schülerin YOUNG sich eingehender mit diesem Vorgang befaßt und insonderheit auch der Frage ihre Aufmerksamkeit zugewandt, ob das Glochidium nicht etwa durch einen chemischen Reiz die Cystenbildung verursache oder befördere. Vorläufig waren ihre Ergebnisse negativ und so bleibt die alte Anschauung zu Recht bestehen, daß es sich bei der Cystenbildung im wesentlichen um eine Wundheilung handle.

Schon bei der Betrachtung der Schalenhaken und ihrer Wirkungsweise wurde darauf aufmerksam gemacht, daß die Zähnchen tiefe Furchen ins Fischepithel einsägen müßten. Es ist leicht vorstellbar, daß in diesem Falle der Reiz zur Wundheilung, d. i. zur Neubildung des verletzten Epithels weit größer ist als wenn das Glochidium nur locker aufsäße oder nur die Hakenspitzen eingedrungen wären. Wahrscheinlich greifen die Epithelschollen schon gleich nach dem Anheften über die Ränder des Glochidiums hinweg. Bei der beginnenden Heilung schieben sie sich langsam über die Schalendecken vor, bis sie über der Schloßlinie zusammentreffen, hier mit einander verschmelzen und damit die Cystenbildung vollenden. Dieser Vorgang wird aufs schönste durch die von LEFEVRE und CURTIS gegebenen Totalbilder illustriert. DAISY YOUNG (Nr. 57) hat ihn histologisch genau verfolgt. Für die Dauer desselben gibt Harms bei *Anodonta* 10—12 Stunden an, was vielleicht etwas zu hoch gegriffen ist.

Die Zeit des Parasitismus.

Sobald das Glochidium sein Ziel erreicht hat, tritt eine Rückbildung all der Organe ein, die eigens zur Erlangung desselben dienten.

Am schnellsten sind die Sinneshaare verschwunden, dann folgen Larvenfadendrüse, Larvenfaden, der larvale Adductor und schließlich noch die ganze innere Hälfte des larvalen Mantels. Schritt für Schritt erfolgt gleichzeitig der Aufbau der Najade. Während diese Vorgänge in ihren Einzelheiten im morphologischen Teil dieser Arbeit behandelt werden sollen, seien hier die Fragen erörtert, wie sich die werdende Muschel während ihrer Umwandlung ernährt, welchen schädlichen Einflüssen sie in dieser Lebensperiode ausgesetzt ist und endlich, wie lange sie überhaupt in diesen fremdartigen Verhältnissen beharren muß, bis sie in ihr eigentliches Element, den Schlamm der Gewässer gelangt.

1. Ernährung.

Die Beobachtungen über die Ernährung der parasitierenden Larven sind in übereinstimmender Weise von Faussek und Harms gemacht. Während ersterer nur *Anodonta*-Larven untersuchte, berücksichtigte letzterer auch *Unio* und *Margaritana*. Zu Beginn des Parasitismus besteht der Darm des Glochidiums nur aus dem kleinen blindgeschlossenen Entodermsäckchen (vgl. Fig. 16, S. 24; Fig. 26, S. 34), das keiner Nahrungsaufnahme fähig ist. Stellvertretend übernehmen auf intracellulärem Wege zunächst die großen Zellen der inneren Hälfte des embryonalen Mantels diese Funktion. Die erste Nahrung besteht aus abgestorbenen, in der Mantelhöhle des Glochidiums eingeschlossenen Resten des Fischepithels, aus zerfallenen Leucocyten, die der Fisch zur Wundstelle sandte. Diesem Detritus senden die embryonalen Mantelzellen pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 60 *pf*, S. 97) entgegen und saugen ihn auf. Je weiter im Verlauf der Entwicklung die definitiven Mantelzellen vordringen, um so mehr werden die embryonalen zu dem sogenannten »pilzförmigen Körper« (Fig. 31, S. 54; Fig. 45, S. 70) zusammengedrängt. Letztere haben dabei längst die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren und unterliegen selbst einem Zerfall. Wie schon Faussek angab, nehmen jetzt freie Mesodermzellen in Gestalt von Phagocyten an der Ernährung Anteil. In Fig. 65 *ph*, S. 101) zum erstenmal, und später noch oft, sind sie auf den Schnittbildern zu sehen. Gegen Ende der parasitischen Periode ist auch der Darm vollständig zur Ausbildung gelangt und damit die Möglichkeit der regulären Nahrungsaufnahme gegeben.

Die Nahrung besteht zum Schluß nur noch aus zerfallenen Leucocyten, den Resten der embryonalen Mantelzellen und einer lymphatischen Flüssigkeit, die das ganze Glochidium umspült.

2. Schädliche Einflüsse.

a. Von Seiten des Wirts.

Die Einwanderung der Leucocyten des Fisches verläuft nicht immer für das parasitierende Glochidium so günstig, wie es im vorhergehenden Kapitel beschrieben wurde.

Nach FAUSSEK dringen sie mitunter massenhaft in die Cyste und Mantelhöhle des Glochidiums ein. Hier zerfallen sie alsbald und bilden dabei eine Flüssigkeit, die infolge ihrer giftigen Wirkung die Larve abtötet. Häufiger noch soll eine andre Art der Vernichtung auftreten. Die Anheftungsstelle wird zum Herd einer Entzündung. Die Cysten füllen sich mit einem ödematösen Exsudat und abgestorbenen Leucocyten. Das Gewebe der Cyste wird auseinander gezerrt und nimmt netzförmigen Charakter an. Darauf zerfällt das Glochidium, seine Reste lösen sich in der lymphatischen Flüssigkeit auf, die dann vom Fisch resorbiert wird. Diese Resorption findet auch im ersten Falle statt. Allein die hornige Larvenschale bleibt von dem Zerstörungsprozeß unberührt; sie bleibt noch längere Zeit in der Haut des Fisches, wird aber schließlich als toter Fremdkörper abgestoßen. Es wird von FAUSSEK noch besonders hervorgehoben, daß es sich bei der Zerstörung der Larven nicht um eine echte Phagocytose von seiten des Fisches handelt. Die durch den Zerfall der Leucocyten gebildeten »cytolytischen Substanzen« stellen spezifische Zellgifte dar und bewirken das Absterben. Erst bei der Resorption der Zerfallsprodukte tritt Phagocytose auf.

FAUSSEK glaubt, daß bei der Vernichtung der Larven der Zerfall des larvalen Adductors insofern von großer Bedeutung sei, weil sich nunmehr die Schale weiter öffnete und die Larve dem eindringenden Exsudat ohne eine Möglichkeit von Widerstand preisgegeben sei. Demgegenüber muß ich mit HARMS betonen, daß die durch Agglutinieren der Fasern eingeleitete Auflösung des larvalen Adductors ein ganz normaler Vorgang ist, der sich immer im Verlauf der parasitären Entwicklung abspielt (vgl. S. 93 und Fig. 61, S. 97). In gesundem Zustand wird schon die Cyste dem Glochidium genügend Halt gewähren; erst wenn diese krankhaft erweitert ist, wird ein vorzeitiges Öffnen der Larvenschale möglich.

b. Von Seiten äußerer Parasiten des Wirts.

Haut- oder Kiemenparasiten der Fische können auf direktem und indirektem Wege den parasitierenden Larven mitunter recht gefährlich

werden. Besonders zeigt sich das bei künstlichen Kulturen. HARMS nennt als Schädlinge für *Unio* und *Margaritana*-Zuchten *Costia necatrix* und *Cyclochaeta domerguei*. In meinen Aquarien traten zeitweise Fischkrankheiten auf, deren Erreger wahrscheinlich von Stichlingen, die aus einem schmutzigen Wasser stammten, eingeschleppt wurden. Es handelte sich teils um die durch *Gyrodactylus elegans* verursachte *Gyrodactylus*-Seuche, teils um Beulenkrankheiten, die von Pilzen und Myxosporidien herrührten. (Vgl. näheres bei SCHMIDT, Das Aquarium [Natur und Geisteswelt, Nr. 335] S. 49—54.)

Zeitpunkt und Dauer der parasitären Periode.

Über den Zeitpunkt des Parasitismus der *Anodonta*-Glochidien in der Natur bestehen in der Literatur nur geringe Angaben. SCHIERHOLZ fand Anfang April Barsche und Kaulbarsche damit besetzt. HAZAY beobachtete sie im März und April, ferner aber auch im August und September. Letztere Angabe, die noch weiterer Bestätigung bedarf, berührt wieder die Frage nach der zweiten Brunst bei *Anodonta piscinalis*. Sie soll hier nicht weiter erörtert werden, da dies schon bei der Betrachtung der Brunstzeit (S. 10) geschah.

Die Dauer des Parasitismus in der Natur läßt sich begreiflicherweise kaum verfolgen. SCHIERHOLZ nimmt auf Grund seiner Beobachtungen an, daß sie höchstens 4—5 Wochen betrage.

Erst durch die künstlich ausgeführten Infektionen sind genauere Beobachtungen möglich geworden. Wir wissen jetzt, daß je nach den Verhältnissen für *Anodonta*-Larven die äußerst schwankende Zeit von 12—80 Tagen für die Umwandlung zur Najade erforderlich ist. Als beeinflußende Faktoren sind in erster Linie die Temperatur, die Ernährung, auch das Wohlbefinden der Wirte zu nennen. Es ist jedoch auch die Jahreszeit nicht ohne Einfluß. Die ersten ausführlichen Angaben finden wir bei SCHIERHOLZ (Nr. 51, S. 20, 21). HARMS gab zuerst genauere Daten, die den Einfluß der Temperatur deutlich machen. Bei 20° C. Zimmertemperatur schlüpften die Najaden nach 12, bei 16—18° nach 21, bei 8—10° erst nach 77 Tagen aus. Folgende Tabelle (S. 42) veranschaulicht einige bei meinen Versuchen gewonnene Ergebnisse.

Der Unterschied in der Dauer der parasitischen Periode, den die Larven einer Infektion aufweisen, erklärt sich wahrscheinlich aus der Verschiedenartigkeit der Ernährungsbedingungen, denen sie während dieser Zeit unterworfen waren. So wird die Ernährung in den stark durchbluteten Kiemen eine weit bessere sein, als etwa an einem Flossenstrahl

Tag der Infektion	Durchschnittstemperatur C	Freiwerden der Najaden	Dauer des Parasitismus Tage	Wirt	
21. XII. 1910	10,2	16. II. 1911	55	*Gasterosteus aculeatus*	
18. I. 1911	11,3	7.—9. III. 1911	47—49	*Leuciscus rutilus*	
25. I.	11,6	25.—31. III. »	58—64	»	
16. III. »	11,8	20.—22. IV. »	34—36	»	
4. IV. »	8,5	13.—24. V.	39—50	*Esox lucius*	Im Keller gehalten

oder gar an einem Stachel von *Gasterosteus aculeatus*. Besonders auffällig läßt der, in der Tabelle zuletzt angeführte Fall den Zeitunterschied erkennen. Es handelt sich hier um eine Infektion, die sowohl die Kiemen, als auch die Flossen und andre äußere Teile eines 20 cm langen Hechtes betraf. In zwei Hauptschüben, die zu Beginn und Ende der Zeit vom 13.—24. Mai lagen, wurden die jungen Najaden abgeworfen. Bei einer reinen Kiemeninfektion liegt, wie schon Harms, auch Lefevre und Curtis angegeben haben, das Maximum des Freiwerdens der Larven in der Mitte der Periode der Abwerfung.

Überblickt man die Tabelle als Ganzes, so zeigt sich, daß man den Einfluß der Temperatur nicht überschätzen darf. Abgesehen vom dritten Beispiel fällt bei den übrigen Beobachtungen ein verhältnismäßig starkes Sinken der Dauer des parasitischen Lebens auf, das zu den geringen Temperaturunterschieden in keinem Verhältnis steht. Hier handelt es sich um den Einfluß der vorgeschrittenen Jahreszeit.

Auch Lefevre und Curtis (Nr. 39, S. 168) schreiben dem Wechsel der Temperatur nicht den Einfluß auf die Dauer des Parasitismus zu, wie ihn Harms vertritt. Sie belegen dies durch eine Reihe äußerst interessanter Daten, die sie an ihrem vielseitigen Material sowohl Haken tragender als auch hakenloser Glochidien gesammelt haben. So brauchten z. B. Glochidien von *Lampsilis ligamentina* bei 19,1° Celsius im März und April 32—36 Tage Parasitismus, während sie bei 17,8° im Februar und März nur 14—21 Tage parasitierten. Dabei war in beiden Fällen die gleiche Fischart als Wirt benutzt worden.

Lefevre und Curtis führen dieses Schwanken in der Dauer des parasitischen Lebens auf wechselnde Ernährung zurück. Leider nehmen sie in ihrer Besprechung keinerlei Rücksicht auf die Beziehungen zwi-

schen Brunstzeit, Brutzeit, Jahreszeit einerseits und die Dauer des Parasitismus anderseits. Solche vergleichend biologischen Betrachtungen über die mannigfachen Formen der amerikanischen Uniodenlarven würden ein wertvolles Hilfsmittel sowohl zum Verständnis der Entstehung ihres Parasitismus als auch der Stammfolge innerhalb der Familie sein.

Gegen Ende der parasitären Periode sind die ersten Lebenszeichen an der werdenden jungen Muschel zu bemerken. Während sie bisher eng von der Cyste umschlossen war, lockert sich jetzt das umgebende Epithel unter den Anstrengungen des schon gut ausgebildeten Fußes immer mehr. Man kann beobachten, wie er von Zeit zu Zeit sich langsam von innen her gegen die Schalenränder vorschiebt, dann aber sehr schnell wieder zurückgezogen wird. Infolge dieser Bewegungsversuche zerreißt schließlich die Cyste und die 0,306 mm lange und 0,292 mm breite junge Muschel fällt frei auf den Boden der Gewässer.

IV. Biologie der jungen Muscheln.

Mit dem Moment, wo die heranwachsende junge Muschel die Cyste des Wirtes verläßt, tritt sie in ein Lebensalter hinein, das F. B. Isely in einer Mitteilung (Nr. 33) als das »Early and later juvenile life«, »das frühe und späte Jugendleben« vom »adult life«, »dem Leben des ausgewachsenen Tieres« unterscheidet. Die obere Grenze des frühen Jugendlebens setzt Isely bei Tieren von 15 mm Länge an. Wenn auch diese Festsetzung an und für sich recht willkürlich ist, so ist doch eine solche Unterscheidung, wie wir im Folgenden sehen werden, durchaus gerechtfertigt. Sie liegt begründet in dem verschiedenartigen biologischen Verhalten der winzigen Najaden und der älteren Muscheln, tritt auch aufs deutlichste hervor bei einem genauen Studium der Entwicklungsvorgänge in der nachparasitären Periode.

Es ist leicht erklärlich, daß es bisher keinem Forscher gelang, eben ausgeschlüpfte Najaden in der freien Natur aufzufinden. Daher gingen alle dazu über, sich das Material dieser Entwicklungsperiode durch künstliche Aufzucht der jungen Muscheln im Laboratorium zu verschaffen. Der jeweilige Erfolg ging Hand in Hand mit dem Grad der Vollkommenheit, mit welchem man die natürlichen Lebensbedingungen nachzuahmen verstand. Braun erhielt sie 14 Tage am Leben, Schmidt 4 Wochen, Schierholz 40 Tage und Harms 6—7 Wochen. Letzterer gibt auch die ausführlichsten Mitteilungen über Zusammensetzung und Pflege seiner Kulturen (Nr. 24, S. 701; Nr. 21, S. 811). Er wählte Lahnschlamm als Untergrund, kochte ihn zuvor aus, um kleine Krebse

und andre Schädlinge der jungen Najaden zu vernichten, sorgte für reichliche Nahrung und gute Durchlüftung. Die Zuchten befanden sich in kleinen Schälchen, die ihrerseits wieder in ein großes, gut eingerichtetes Aquarium hineingestellt wurden. Auch LEFEVRE und CURTIS mit ihrem reichen Material und großen Stab von Mitarbeitern haben solche Zuchtversuche aufgenommen. Es gelang ihnen jedoch, nur Najaden von *Anodonta cataracta* und *Symphonota costata* 1—2 Wochen, solche von *Lampsilis ligamentina* und *subrostata* 6 Wochen lebendig zu erhalten. Das Wachstum in jener Zeit war — wie die beigegebenen Figuren erkennen lassen — verhältnismäßig gering. Sie haben außerdem interessante Masseninfektionen an tausenden von Fischen vorgenommen und sie später im Freien ausgesetzt. Während positive Ergebnisse dieser Versuche noch nicht vorliegen, hatten sie in einem andern Fall einen überaus glücklichen Erfolg. Von einer Reihe künstlich infizierter Fische, die in einem großen, am Grund mit Sand erfüllten Wasserbehälter aufbewahrt wurden, erhielten sie ein junges Exemplar von *Lampsilis ventricosa*, das in der Zeit vom Dezember 1908 bis Dezember 1910 eine Länge von 41 mm und eine Breite von 30 mm erlangte. Wohl infolge mangelhafter Ernährung wuchs es in der Folgezeit kaum mehr. Es ist interessant und LEFEVRE und CURTIS anscheinend noch unbekannt, daß schon HAZAY bei einem ähnlichen Versuch auch ein gutes Resultat erzielte. Am 21. August 1879 setzte er einen mit Unionenlarven infizierten Weißfisch in ein Gartenbassin aus und fand am 10. Mai 1880 im Schlamm zwei kleine *Unio tumidus* von 7 mm Länge und 4,5 mm Höhe.

Im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen habe ich im Winter und Frühjahr 1910/11 ebenfalls künstliche Zuchtversuche vorgenommen. Trotz sorgfältigster Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Faktoren, als da sind, Beschaffenheit des Untergrundes und des Wassers, Zusammensetzung der Nahrung, Temperatur, gelang es nicht, die von HARMS erzielte Altersgrenze zu überschreiten. Meine ältesten, im Institut gezogenen Najaden besaßen eine Länge von 0,66 mm und eine Höhe von 0,48 mm (vgl. Fig. 34, S. 58). Nachdem auf diese Weise hunderte von Najaden vergeblich geopfert waren, ging ich schließlich dazu über, die Aquarien mit den Najaden ins Freie auszusetzen. Sieben gewöhnliche Einmachgläser, die je mit etwa 100 Najaden besetzt waren, wurden teils in der Lahn, teils in Teichen der Marburger Umgebung untergebracht. Jedesmal wurde etwas vom betreffenden Untergrund beigegeben und darauf das Glas mit einem feinmaschigen, vernickelten Drahtnetz verschlossen. Nur in einem Fall, das Glas hatte in der Lahn

in $1^1/_2$ m Tiefe im Schatten einer Weide auf schlammigem Grund gelegen, gelang es einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den Versuchen im Institut zu erzielen. Zwar waren die jungen Muscheln kaum älter als 7 Wochen, sie waren aber im Vergleich mit den im Laboratorium gezogenen bedeutend schneller gewachsen. Wie verschieden aber dennoch unter diesen äußerlich so gleichen Umständen das Wachstum fortgeschritten war, beweist am besten eine Übersicht der aus dieser Zucht stammenden Stadien.

Nr.	Länge mm	Höhe mm	Nr.	Länge mm	Höhe mm
1	1,43	0,99	7	2,1	1,53
2	1,59	1,13	8	2,22	1,53
3	1,6	1,07	9	2,29	1,45
4	1,96	1,25	10	2,37	1,61
5	2,06	1,3	11	2,59	1,65
6	2,08	1,41	12	3,13	2,14

Fig. 27 stellt ein Tierchen aus dieser Zucht dar, ebenso Fig. 41, S. 65. Es scheint mir für diesen Erfolg der Umstand nicht unwichtig zu sein, daß die künstliche Infektion der Larven, sowie auch der erste Aufenthalt der jungen Muscheln im Schlamm sich fast gleichzeitig mit den entsprechenden Vorgängen in der freien Natur abspielte. (Die Infektion fand statt am 4. April 1911; am 22. Mai wurden die eben ausgeschlüpften Najaden ausgesetzt und am 3. Juli konserviert). Das Material der früheren Zuchten stammte von Glochidien, die nicht die volle, natürliche Winterruhe genossen hatten. Vielleicht wurde dadurch schon von vornherein die Widerstandskraft, der aus ihnen resultierenden Najaden herabgesetzt.

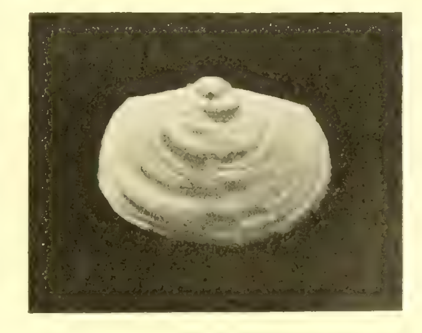


Fig. 27.
Schalenansicht einer 50 Tage alten *Anodonta cellensis* mit dem Wirbel aufsitzender Glochidiumschale. (Länge 2,59 mm, Höhe 1.65 mm).

Ehe noch von Braun die künstlichen Infektionen eingeführt und mit ihrer Hilfe überhaupt erst eine künstliche Aufzucht der jungen Najaden ermöglicht wurden, verschaffte man sich nach Möglichkeit junge Muscheln durch sorgfältiges Suchen in der freien Natur. Welch schwieriges

Unterfangen dies ist, mag schon allein die Tatsache beweisen, daß man an Stellen, wo hunderte von Anodonten und Unionen sich aufhalten, nur sehr selten Exemplare von 2—3 cm Länge, geschweige denn jüngere Stadien findet.

Pfeiffer (Nr. 41) hat als erster 1826 eine kleine Muschel beschrieben, die noch auf ihren Wirbeln die Glochidienschale aufwies; später haben Kobelt und Heynemann, Hazay, Schierholz und neuerdings auch Isely Funde von kleinen Unioniden gemeldet. Schierholz und Kobelt fanden Anodonten nicht unter 5 mm, Voinea (Nr. 55) nicht unter 1 cm, ersterer jedoch eine *Unio* von 1,5 mm Länge. Hazay fand eine junge Najade von 2 mm und acht von 3—6 mm Länge.

Während die Funde der älteren Beobachter — außer bei Schierholz, der an einer kleinen *Anodonta* schon die Bildung der inneren Kieme richtig beobachtete —, kaum eine Untersuchung auf die innere Organisation erfahren haben, auch die Oberflächenbilder, wenn sie überhaupt gegeben sind, nur wenig Genaues erkennen lassen, sind von den schönen Funden Iselys gewiß wertvolle Mitteilungen über die postparasitäre Entwicklung zu erwarten. Er fand im ganzen 25 junge Unioniden, darunter als kleinste eine *Anodonta imbecillis* von 7,1 mm Länge, 3,5 mm Höhe und 1,1 mm Breite.

Da wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit sich sämtliche Muttertiere der Glochidien entledigt hatten, also weitere Zuchtversuche unmöglich geworden waren, sah ich mich seinerzeit ebenfalls genötigt, mir weitere Entwicklungsstadien durch Suchen im Freien zu verschaffen. Nach langen vergeblichen Versuchen, die darin bestanden, Schlamm aus allen Tiefen der muschelhaltigen Gewässer heraufzuholen und ihn aufs sorgfältigste durchzusieben, gelangte ich endlich durch einen glücklichen Zufall in den Besitz wertvoller Stadien von *Anodonta* und *Unio*. Infolge eines Wehrbruches sank am 27. und 28. Juni 1911 der Lahnspiegel plötzlich um nahezu 2 m. Auf den nunmehr weithin freiliegenden Uferstrecken fand ich die nachstehend verzeichneten jungen Muscheln (s. S. 47):

Eine der kleinen Anodonten ist in Fig. 42, S. 66 abgebildet. Ich fand sie beide an einer seichten sonnigen Stelle in kaum 2 m Abstand von einander. Wahrscheinlich handelt es sich um Geschwister, die an ein und demselben Fisch parasitierten und gleichzeitig abgeworfen wurden.

Nach der schon oben näher bezeichneten Frühjahrsüberschwemmung konnten auf Sandbänken der Lahn noch eine große Anzahl älterer Stadien von *Anodonta* von 15 mm Länge an aufwärts gesammelt wer-

Nr.	Muschel	Länge mm	Höhe mm	Breite mm
1	*Anodonta*	5,7	3,4	—
2	»	5,7	3,2	—
3	*Unio*	7	4	2,5
4[1]	»	7,7	4,2	2,7
5	»	7.8	4,7	3,3
6	»	7,9	4.5	3,1
7	»	9.4	5,2	3,5
8[1]	»	12,5	7,0	5

den. Es sind zum größten Teil zwei und dreijährige Tiere. Von jüngeren Tieren fand ich bei dieser Gelegenheit nur leere Schalenexemplare.

Mit Absicht wurde dieser ausführliche Abschnitt über die Materialbeschaffung aus der Zeit der frühen Jugendperiode den eigentlich biologischen Betrachtungen über dieses wichtige Lebensalter vorangestellt. Er gibt uns einen Begriff von der Lückenhaftigkeit des entwicklungsgeschichtlichen Materials jener Periode und läßt dadurch auch am besten erkennen, wie gering bisher überhaupt die Möglichkeit war, sichere biologische Daten darüber zu sammeln.

Es muß Isely das Verdienst zugesprochen werden, zum erstenmal zusammenhängend die Lebensbedingungen und Gewohnheiten der jungen Muscheln betrachtet zu haben. Auch Lefevre und Curtis stützten sich ganz auf seine Thesen, die er auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellt hat. (Nr. 33, S. 79; Nr. 38, S. 178.) Isely beschäftigt sich fast ausschließlich mit der Frage nach dem Aufenthaltsort und berücksichtigt dabei die Bedingungen, die zu einem guten Fortkommen unerläßlich sind. Er kommt zu dem Resultat, daß dort, wo Sauerstoff und Nahrung ausreichen, der Wassergehalt nur geringen Einfluß auf die Entwicklung hat. Weit größere Bedeutung habe die Beschaffenheit des Untergrundes. Während er Triebsand und Schlick (»silt«) verwirft, hält er groben Kies für sehr günstigen Untergrund. Er fand nämlich die jungen Tierchen in 1—2 Fuß Tiefe sämtlich mit Hilfe ihres Byssus an kleinen Steinen festgeheftet und glaubt mit dieser Beobachtung »den Schlüssel für die Gewohnheiten und die Ökologie« der jungen Stadien zu besitzen. Das ist nun auf unsere europäischen Unioniden, insbesondere auf die jungen Anodonten kaum zu übertragen, da sie ja schon die Byssus-

[1] Nr. 4 und 8 wurden erst am 12. I. 1912 nach einer Überschwemmung gesammelt.

drüse bei einer Länge von 2,06 mm verlieren (s. S. 88) und es nicht einmal feststeht, ob letztere überhaupt vorher funktionsfähig ist. Wenn es heißt, hinter das Geheimnis des Aufenthaltes der jungen Muscheln zu kommen, scheint mir die Frage nach dem Untergrund, auf dem sie leben und gedeihen können, zunächst auch von untergeordneter Bedeutung zu sein. Wichtiger erscheint es mir, hinzuweisen auf die engen Beziehungen, die zwischen dem Aufenthalt der Fische zur Zeit des Parasitismus und dem Vorkommen der jungen Muscheln bestehen müssen. Die Lösung wird darin liegen, möglichst genau die Gewohnheiten der Fische in jener Zeit zu studieren, wie es auch HAZAY schon hervorgehoben hat. Die eigenen Funde, mit Ausnahme der nach dem Hochwasser gemachten, weisen deutlich darauf hin. An schönen sonnigen Stellen, zwischen Schilf und anderen Wasserpflanzen, unterhalb von Mühlwehren, wird man die jungen Muscheln vor allem zu suchen haben, da sich dort die Fische gern und in Mengen aufzuhalten pflegen. Man darf sich allerdings nicht verhehlen, daß sie auch auf ihren Streifzügen die jungen Najaden überall umherstreuen werden. Solche Tierchen müssen dann gewiß oft große Wanderungen unternehmen, um an Stellen mit günstigen Lebensbedingungen zu gelangen, wenn sie nicht schon vorher zu grunde gehen. Wandern die jungen Muscheln überhaupt, sind sie fähig sich über größere Strecken zu bewegen? Daß, letzteres der Fall ist, darin sind sich alle die einig, welche junge Najaden aufgezogen haben. Fühlen sich die Najaden wohl, so wandern und klettern sie lebhaft im ganzen Aquarium herum. Es ist ein überraschender Anblick, zu sehen, wie sie langsam den langen Kriechfuß zwischen den Schalenhälften hervorschwellen lassen — die Flimmern, welche die Fußspitze dicht bedecken, in voller Tätigkeit — bis schließlich die größte Ausdehnung erreicht ist, die Bewegung stockt und mit einem plötzlichen Ruck der ganze Körper nachgezogen wird. (Bewirkt wird die Vorwärtsbewegung durch eine heftige Kontraction des vorn an der äußersten Spitze vorher festgehefteten Fußes; [vgl. Fig. 37, S. 63].) Kaum ist der Fuß in der Schale verschwunden, da beginnt das eben geschilderte Spiel von neuem. Bis zu welchem Alter diese Tätigkeit fortdauert, entzieht sich vorläufig noch unsrer Kenntnis. Sie nimmt bei den in der Gefangenschaft gehaltenen Najaden früh ab, wahrscheinlich infolge der ungünstigen Lebensbedingungen, denen sie unterworfen sind. Die im Freien gezogenen Tiere (bis über 3 mm lang) hinterließen im fein verteilten Schlamm auf dem Boden flacher Glasschalen noch recht beträchtlich lange Kriechspuren. Im allgemeinen wird die Bewegung nachlassen, je mehr der Fuß die gedrungene, beil-

förmige Gestalt annimmt, die dem ausgewachsenen Tier mit seinen trägen Bewegungen zu eigen ist.

Wenn somit die Möglichkeit der Bewegung für junge Muscheln erwiesen ist, auch darauf hingewiesen wurde, daß die Art einer eventuellen Wanderung ganz und gar abhängig ist von dem Ort, an welchem die Muschel vom Fisch ausgesetzt wurde, so wissen wir über die wirklichen Vorgänge in der Natur fast gar nichts. Das hat seinen Grund darin, daß nicht einmal genau bekannt ist, wo die ausgewachsenen Muscheln den Winter über weilen, wo sie ihre Glochidien ausstoßen und demgemäß die Fische sich infizieren können. Im großen und ganzen dürfte in den Jugendjahren für *Anodonta* eine Wanderung aller Individuen zu den Uferrändern der Teiche und Flüsse wahrscheinlich sein, denn dort sind sie vom vierten oder fünften Lebensjahr an in großen Scharen anzutreffen.

Über die Nahrung der jungen Muscheln sind wir besser unterrichtet. Schon Harms gibt (Nr. 21, S. 810) an, daß sie aus Kieselalgen, Infusorien und abgestorbenen Pflanzenteilen bestehe. Besonders die Diatomeen scheinen reichlich daran beteiligt zu sein. Sowohl in Totalpräparaten als auch auf Schnittbildern habe ich oft Magen und Darm dicht mit Kieselpanzern angefüllt gesehen (Fig. 91). Der Nahrungsbrei, der sich bei den lebenden Tierchen in beständiger Rotation befindet, ist bald von gelbbrauner, bald von grüner Farbe.

In bezug auf Alter, Wachstum und Form der jungen Muschel, sei auf das Kapitel Schalenentwicklung (S. 62) verwiesen. Ich hoffe nach weiterer Vervollständigung meiner Schalensammlung noch genauere Angaben hierüber machen zu können.

V. Die Umwandlung des Glochidiums in die ausgebildete Muschel.

Auf zweierlei Weise kann man die Entwicklungsgeschichte eines Organismus beschreiben. Die erste Methode betrachtet ihn auf jeder Entwicklungsstufe in seiner Gesamtheit, die zweite zergliedert den Organismus in die einzelnen Organe und verfolgt nacheinander ihre Entwicklung. Für die Embryonalentwicklung ist die erste Methode durchaus die gegebene und auch leicht anwendbare. Für spätere Stadien läßt sie sich nur mit großer Mühe durchführen, wenn man eine weitgehende Genauigkeit der Darstellung erreichen will. Zudem drängt auch die vergleichende Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Anatomie folgend, immer mehr darauf hin, im Vergleich der Ontogenie der einzelnen Organe die Brücken für die Phylogenie der ganzen Formen zu entdecken. Allein schon aus diesem Grunde können wir heute die ge-

sonderte Darstellung der Organbildung nicht mehr entbehren. Dennoch, so scheint mir, darf in der Entwicklungsgeschichte eines Tieres, zumal wenn sie seiner allgemeinen Monographie eingegliedert werden soll, der Überblick über die Entwicklung der ganzen Form nicht fehlen, wenn anders über dem Zergliedern und Spezialisieren das Verständnis für die morphologische und biologische Einheit der einzelnen Entwicklungsstadien nicht verloren gehen soll. Im vorliegenden Fall dürfte eine solche Übersicht doppelt gerechtfertigt sein, da der Parasitismus der Glochidien eine in sich abgeschlossene Entwicklungsperiode bedingt, die zwar morphologisch beim Übergang zum freien Leben kaum hervortritt, demnach in einer ausschließlichen Darstellung der Organbildung nicht zum Ausdruck käme, und dennoch vom biologischen Gesichtspunkt aus für die junge Muschel einen tiefgreifenden Wechsel bedeutet.

1. Die Entwicklungsvorgänge zur Zeit des parasitischen Lebens.

Die Periode des parasitischen Lebens ist im allgemeinen gekennzeichnet durch eine allmähliche, aber vollständige Reduktion der larvalen Bestandteile des Glochidiums, der eine immer mehr sich entfaltende Ausbildung der definitiven Anlagen gegenübersteht. Bei den frühen Stadien dieses Lebensabschnittes überwiegt die Reduktion in starkem Maße.

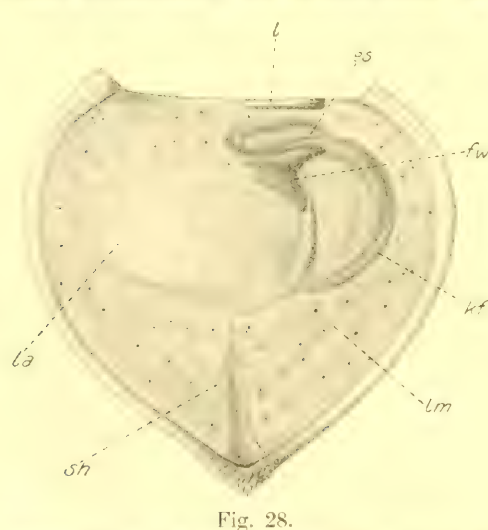


Fig. 28.

Glochidium nach 4 Tagen parasitischen Lebens. Von der linken Seite gesehen. *es*, gestrecktes Entodermsäckchen; *kf*, Kiemenfalte am Rand der erweiterten seitlichen Gruben; *l*, inneres Ligament. Vergr. 168 : 1.

Bei der in Fig. 28 abgebildeten Larve, die nach viertägigem Parasitismus konserviert wurde, sind die vier Paar Sinneszellen schon vollständig, auch die Larvenfadendrüse zum größten Teil verschwunden. Der Larvenfaden selbst bleibt zwar noch länger bestehen (Fig. 61/75 *lf*, S. 97, 116) und fällt erst einer allmählichen Resorption anheim. Viel umfassender ist die Rückbildung, welche die larvalen Mantelzellen betrifft. Schon in dem Abschnitt über die Er-

nährung der parasitierenden Larve (S. 39) wurden ihre biologisch so wichtigen Umwandlungen geschildert, wohingegen die feineren Veränderungen im histologischen Bau erst weiter hinten (S. 69 ff.) erörtert werden sollen. Hier interessiert uns vor allen Dingen, daß sich neben dem histolytischen Zerfall, infolge der Entwicklung der definitiven Organe ein rein mechanischer Verdrängungsprozeß abspielt. Am Stadium der Fig. 28 sind im Vergleich mit dem Glochidium (Fig. 22, S. 30) bereits wesentliche Veränderungen der Primitivanlagen zu bemerken. Das Entodermsäckchen (*es*) hat sich stark nach vorn gestreckt und läßt deutlich die Anlage des Enddarms und Afters erkennen. Aus

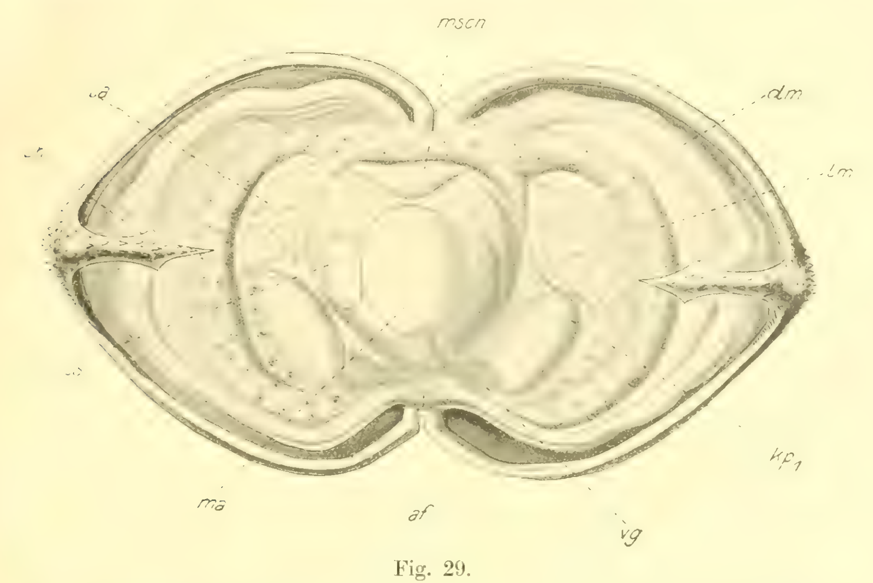


Fig. 29.

Glochidium nach 13 Tagen parasitischen Lebens (ventrale Aufsicht). *dm*, definitive Mantelzellen, *lm*, Reste der larvalen Mantelzellen, *la*, Reste des larvalen Adductors; kp_1 erstes Kiemenpapillenpaar; *ma* + *ls*, Magen mit Lebersäckchen; *af*, After; *vg*, Visceralganglion. Vergr. 168 : 1.

den seitlichen Gruben haben sich zwei Flügel mit seitlich erhabenen Rändern *kf* gebildet, welche die larvalen Mantelzellen vor sich herdrängen. Auf der Mittellinie zwischen beiden liegt, teils unter dem larvalen Adductor die junge Anlage des Fußes, d. h. der weiter entwickelte Fußwulst des Glochidiums. Nur auf Schnitten der Beobachtung zugänglich (Fig. 60—64, S. 97 ff.) spielt sich gerade jetzt in dieser Region die Anlage von Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion ab.

Ein wesentlich älteres Stadium ist in Fig. 29 dargestellt. Man

könnte es das Stadium mit dem Ring von larvalen Mantelzellen nennen. Die betreffende Larve hatte 13 Tage parasitiert. Im Mittelpunkt des Bildes liegt der schon beträchtlich herangewachsene Fußwulst. In seinem Innern bemerkt man das zum Magen (*ma*) erweiterte Entodermsäckchen. Etwa seit dem 8. oder 9. Tag parasitischen Lebens entstanden durch seitliche Ausstülpung der Magenwand (vgl. Fig. 75, S. 116) die beiden Lebersäckchen, die hier schon Fig. 29 (*ls*) mit einem deutlichen Lumen versehen, beiderseits vom Magen lagern. Mit Hilfe einer kleinen ectodermalen Einstülpung ist der After (*af*) völlig durchgebrochen, auch setzt sich der Enddarm

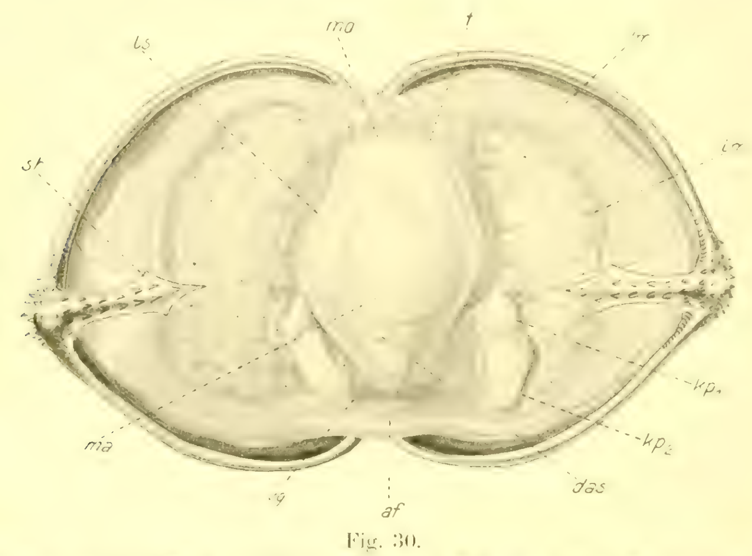


Fig. 30.

Glochidium nach 15 Tagen parasitischen Lebens. *f* Fuß; kp_2 zweites Kiemenpapillenpaar; *das*. Darmschlinge; *md* Mundöffnung. Vergr. 168 : 1.

bereits merklich vom Magen ab. Am vorderen Pol des Fußwulstes befindet sich eine Einstülpung (*msch*), welche die Anlage des Vorderdarms vorbereitet. Aus den Rändern der seitlichen Flügel haben sich hinten die ersten Kiemenpapillen (kp^1) herausdifferenziert. Vorn rechts und links vom Fußwulst liegen die Reste (*la*) des larvalen Adductors, der, ebenfalls der Reduktion der larvalen Bestandteile unterworfen, nach vorausgegangener Atrophie der Fasern mitten durchgerissen ist. Als vollkommen neue Bildung tritt das definitive innere Mantelepithel (*dm*) in Gestalt zweier halbmondförmiger Flächen auf, die, einander die hohle Seite zuwendend, sich mit ihren Zipfeln berühren. Von den Schalenrändern aus allseitig im Vorwachsen begriffen, haben sie die

larvalen Mantelzellen (*lm*) schon auf einen schmalen ringförmigen Wulst zusammengedrängt. Von den nervösen Elementen ist das Visceralganglion (*vg*) am weitesten in der Ausbildung fortgeschritten. Das Cerebral-, sowie das Pedalganglion mit den Statocysten — letztere sind eben erst durch Einstülpung aus dem Ectoderm des Fußes entstanden — treten auf diesem und dem nächsten Bild ihrer geringen Ausbildung wegen nicht hervor.

Die nächsten Umwandlungen sind in der Hauptsache durch ein weiteres Vordringen der definitiven Mantelzellen und die Anlage der zweiten Kiemenpapille (kp_2) gekennzeichnet. Das zeigt Fig. 30, S. 52, die nach einer 15 Tage parasitierenden Larve angefertigt ist. Die Zerfallsprodukte des larvalen Adductors sind ganz resorbiert, so daß die larvalen Mantelzellen von den definitiven nunmehr auf zwei Haufen, mehr zur Körpermitte hin, dicht an den Fuß herangedrängt worden sind. Nur vor der Fußspitze stehen letztere noch durch eine schmale Brücke in Zusammenhang. Das zweite hinter dem ersten neu entstandene Paar Kiemenpapillen (kp_2) drückt seinerseits die Haufen seitlich nach außen. Der Fußwulst beginnt allmählich die charakteristische umgekehrt daumenförmige Gestalt des Najadenfußes herauszubilden. Er setzt sich schon deutlich gegen den in der Anlage begriffenen Eingeweidesack ab. Der Darm hat inzwischen eine wesentliche Ausbildung erfahren. Der Vorderdarm ist zum Durchbruch gelangt, während der Enddarm sich infolge eines starken Längenwachstums zu einer Schlinge (*das*) umzulegen beginnt. Die Lebersäckchen (*ls*) haben bereits eine selbständigere Form angenommen; sie setzen sich gegen den Magen (*ma*) scharf durch die beiden ersten Leberöffnungen ab.

Ein wesentlicher Fortschritt im Ausbau der parasitierenden Larve wird mit der Anlage des definitiven Muskelsystems erreicht. Fig. 31, S. 54 zeigt ein solches Stadium, das 29 Tage encystiert war. Es ist zugleich das Stadium mit den »pilzförmigen Körpern« larvaler Mantelzellen. Aus Bündeln von Muskelbildungszellen sich aufbauend, sind nach einander der hintere *hs* und vordere *vs* Schließmuskel entstanden. Infolgedessen ist es von nun an der werdenden Muschel nur möglich, die Schale um einen gewissen Betrag zu öffnen, während beim Glochidium und den bisher betrachteten Stadien die Schalen oft um 180° auseinander klaffen. Das weitere Zurückweichen der larvalen Mantelzellen aus dem hinteren Abschnitt der Larve wird neben den verdrängenden definitiven Mantelzellen hauptsächlich auch durch die Ausbildung des dritten Paares von Kiemenpapillen (kp_3) herbeigeführt. Dabei kommt es zuletzt zur Bildung jener »pilzförmigen Körper« (*pi*),

die schon Braun beobachtet und ausführlich beschrieben hat. Im Innern des erweiterten Eingeweidesacks, von dem der schlanker gewordene Fuß (*f*) sich abhebt, sind wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. So tritt vom Darmkanal besonders der Ösophagus mit der weiten, unter dem vorderen Adductor (*vs*) gelegenen Mundöffnung (*md*) deutlich hervor. Die Lebersäckchen haben an Größe zugenommen und hüllen den Magen (*ma*) mehr und mehr ein. Der Enddarm (*af*) mündet dorsal vom hinteren Schließmuskel (*hs*). Vom Nervensystem ist

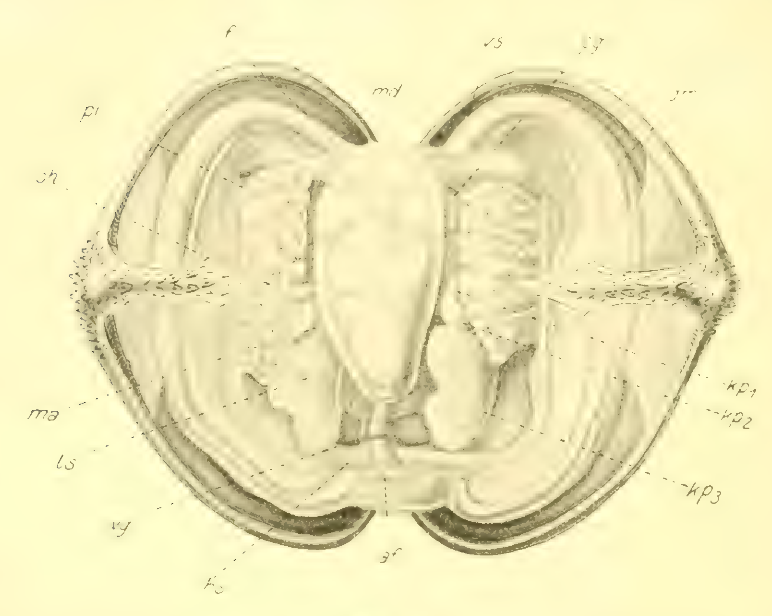


Fig. 31.

Glochidium nach 29 Tagen parasitischen Lebens. *vs*, *hs*, vorderer und hinterer definitiver Adductor; *pi*,, pilzförmige Körper aus Resten larvaler Mantelzellen; kp_3, drittes Kiemenpapillenpaar; *cg*, Cerebralganglion. Vergr. 200 : 1,

außer dem Visceralganglion (*vg*) auch das Cerebralganglion (*cg*) mit der Kommissur zu erkennen. Pedalganglion und Otocysten sind ihrer Kleinheit wegen auch hier noch nicht zur Darstellung gelangt. Im hinteren Abschnitt der Larve treten zu dieser Zeit die Nieren in Gestalt zweier kleiner Säckchen auf, die seitlich vom Enddarm liegen, aber nur auf Schnittbildern (Fig. 81, S. 128) erkennbar sind. Das Gleiche gilt von Herz und Pericard, die ursprünglich mit der Niere aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen, auf diesem Stadium einen feinen Zellring bilden, der den Enddarm umgibt.

Wachstumsperiode gegen Ende des parasitischen Lebens.

Während die bisher geschilderte erste Zeit des Parasitismus in rascher Aufeinanderfolge der Anlage neuer Organe dient, tritt bis zum Ende des parasitischen Lebens eine Zeit des Wachstums und der inneren Differenzierung ein. (Der erste Abschnitt macht etwa $^2/_3$, der letzte hingegen $^1/_3$ der gesamten Dauer des Parasitismus aus.) Auf Schnittbildern macht sich die Wachstumsperiode durch eine starke Aufspeicherung des Zellmaterials bemerkbar. Man vergleiche nur einmal die

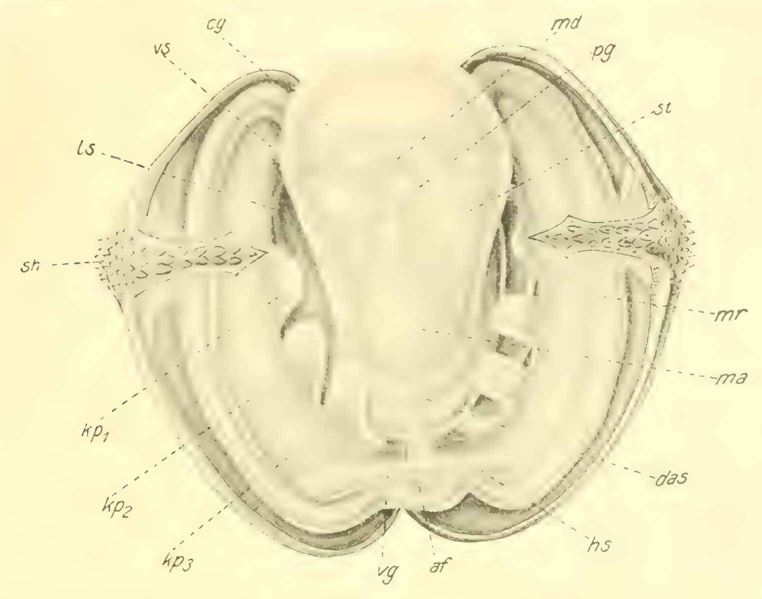


Fig. 32.

Junge *Anodonta* zu Beginn des freien Lebens (ventrale Aufsicht). *mr*, Mantelrand; *pg*, Pedalganglion; *st*, Statocyste. Vergr. 200 : 1.

sich nach Lage und Richtung entsprechenden Fig. 65, S. 101; Fig. 66, S. 102. Alle diese Vorgänge zielen darauf hin, die parasitierende Larve für das freie Leben auszurüsten, ihre Organe für die den neuen Lebensbedingungen angepaßten Funktionen auszubauen. Wir werden sie daher am besten verstehen, wenn wir nunmehr zur Betrachtung der eben ausgeschlüpften jungen Najade übergehen, wie sie in Fig. 32 in ventraler und in Fig. 33 in seitlicher Aufsicht dargestellt ist.

Die junge Najade.

An der Schale ist noch keinerlei Neubildung zu bemerken; es ist die unveränderte Glochidiumschale, an der in Fig. 33, S. 56 die Lage

des jetzt noch inneren Ligamentes (*l*) zu erkennen ist. Ihre beiden Hälften sind vollständig von dem definitiven Mantel ausgekleidet, auch die letzten Spuren der larvalen Mantelzellen sind verschwunden. Der Mantelrand (*mr*), der von nun an eine wichtige Rolle bei der Neubildung der definitiven Schale übernimmt, tritt in Fig. 32 scharf hervor. Als Hauptstützpunkte des ganzen Körpers dienen die beiden Adductoren (*vs*) und (*hs*). Zwischen ihnen sind Eingeweidesack und Fuß aufgehängt. Bei einem Blick auf Fig. 33 wird man erstaunt sein, wie umfangreich ersterer schon bei der jungen Najade ausgebildet ist.

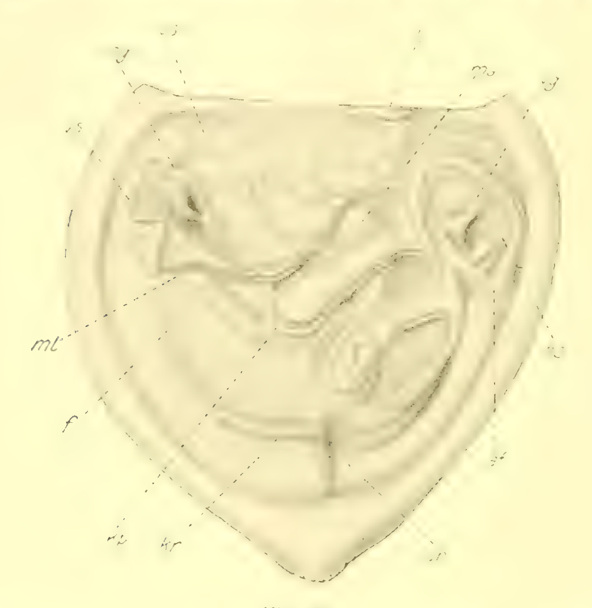


Fig. 33.
Seitliche Ansicht einer eben aus der Cyste freigewordenen jungen *Anodonta*. *ml*, Mundlappen; *kr*, Kriechrinne. Vergr. 200 : 1.

In den ventralen Aufsichtsbildern, die wir bisher betrachteten, trat er in der Verkürzung immer stark zurück. Der Fuß (*f*) ist gemäß seiner wichtigen Bedeutung für die junge Muschel kräftig herangewachsen. Ganz im Gegensatz zu seiner späteren beilförmigen Gestalt ist er hier, wie auch bei andern aus der Trochophora hervorgegangenen jungen Lamellibranchiern, schlank und schmal; dazu, wie wir aus dem biologischen Abschnitt schon wissen, äußerst dehnbar und beweglich. Ich wüßte für seine jetzige Form keinen besseren Vergleich als den eines gespannten, auf die Tischfläche aufgesetzten Daumens, wobei die Maus noch einen Teil des Eingeweidesacks veranschaulichen könnte.

An seiner ventralen Kante trägt er die Kriechrinne (*kr*), die ihn in seiner Funktion als Kriechfuß wesentlich unterstützt. Die Ausbildung des Darmkanals geht am besten aus der Fig. 33 hervor. Unter dem vorderen Adductor (*vs*), umgeben von den ersten Anlagen der Mundlappen (*ml*) liegt die Mundöffnung. Der trompetenartig erweiterte Ösophagus (vgl. Fig. 72, S. 110) führt in den fast genau dorsoventral stehenden langgestreckten Magen (*ma*). In seinem vorderen Abschnitt wird er von den umfangreichen Leberlappen (*ls*) umhüllt. Der Enddarm, welcher infolge starken Längenwachstums die erste Anlage der Darmschlinge zeigt, vollführt in seinem hinteren Verlauf den so charakteristischen Bogen dorsal über den hinteren Adductor (*hs*) hinweg, der von nun an, bei allen späteren Stadien wiederzufinden ist (vgl. Schema Fig. 73b, S. 112). An der schon in Fig. 33 angedeuteten geraden Strecke über dem mächtigen Visceralganglion (*vg*) ruhen die jungen Anlagen von Herz, Pericard und Niere. Die Kiemen sind durch die drei gut ausgebildeten Papillenpaare (kp_1—kp_3) vertreten, ein viertes Paar ist erst in der Anlage vorhanden. Vom Nervensystem ist noch außer dem schon vorhin erwähnten Visceralganglion (*vg*) das Cerebral- und das Pedalganglion (*cg*, *pg*) sichtbar. Neben dem Pedalganglion treten auch zum erstenmal im Bilde die Statocysten hervor.

2. Die Weiterentwicklung nach Beginn des freien Lebens.

Mit Beginn des freien Lebens setzt bei der jungen Najade ein noch intensiveres Wachstum ein als in der letzten Periode vor dem Verlassen der Cyste. Dies macht sich in den ersten Wochen auf Schnittbildern durch eine weitgehende Dehnung aller vorhandenen Gewebe bemerkbar (vgl. Fig. 84, 90). Die wichtigen Neubildungen an den Anlagen von Herz, Pericard und Niere entziehen sich zwar zunächst wegen ihres feinen Aufbaus dem Studium am Totalpräparat und sollen darum auch erst später bei der Organbildung eingehender behandelt werden. Eine direkte Folge ihrer raschen Entwicklung ist aber der Ausbau des hinteren Körperabschnittes, der in der Folgezeit immer mehr an Ausdehnung gewinnt. Weitere Neubildungen betreffen noch das Säckchen an der Fußkante und ganz zuletzt die Geschlechtsorgane. Alle übrigen Organe sind in den Grundzügen schon angelegt und erfahren im Verlauf des freien Jugendlebens nur eine mehr oder weniger tief greifende Differenzierung. Mit beiden Prozessen Hand in Hand geht schließlich die Anlage der definitiven Schale.

Ohne die ganz jungen Stadien zu betrachten, die nur wenig von der oben geschilderten Najade abweichen (man vgl. die Abbildungen

bei Harms (Nr. 25. Fig. 49—51) sei gleich zum Stadium der Fig. 34 übergegangen.

Die dargestellte junge Muschel besaß eine Länge von 0.66 mm, eine Höhe von 0.48 mm; sie war innerhalb 6—7 Wochen im Institut gezogen. Dem Stadium entsprechen ungefähr die Schalenaufsichtsbilder Fig. 39, 40, S. 64, 65. Den ältesten Teil der Schale bildet die alte Glochidiumschale, die in der hinteren Hälfte der Schloßlinie der definitiven aufsitzt und noch deutlich die Schalenhaken erkennen läßt. Die schnee-

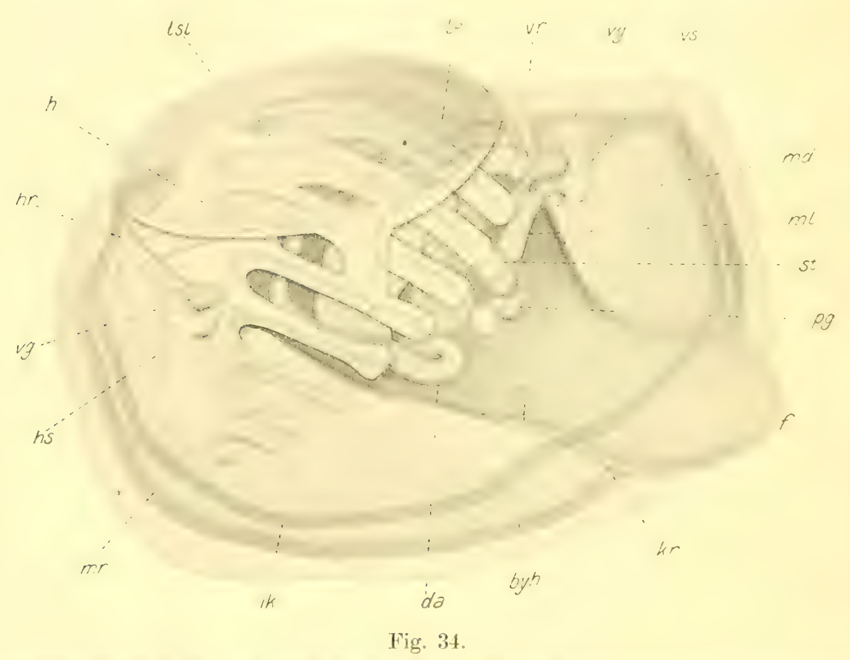


Fig. 34.

Junge *Anodonta cellensis*, 6—7 Wochen freilebend (Länge 0,66 mm, Höhe 0,48 mm). *s*, definitive Schale, auf dem Wirbel die alte Glochidiumschale *lsl* mit ausgebogenen Schalenhaken. *vr*, *hr*, vordere und hintere Retractoren des Fußes; *byh*, rudimentäre Byssushöhle. Vergr. 126 : 1.

weiße, definitive Schale ist innen mit den großen Mantelflächen ausgekleidet, an denen der Mantelrand besonders hervortritt. Beide Schalenhälften werden neben dem Ligament durch die weit auseinander gerückten Adductoren (*vs* und *hs*) zusammengehalten. An den beiden, aus je zwei Wurzeln entspringenden Retraktoren (*vr* und *hr*) ist der Eingeweidesack mit dem schlanken Fuß zwischen den Schalen aufgehängt. Rechts und links ist aus der Mantelfalte ein aus neun Papillen bestehendes Kiemenblatt hervorgesproßt. Die hintersten Papillen haben sich eben erst gebildet, an den vorderen, älteren läßt sich nach-

einander eine Sonderung in stützende Elemente und Filamente verfolgen. Es macht sich auch eine leichte Krümmung der Papillen nach innen und eine Verdickung an ihren Spitzen bemerkbar. An der unteren Kante des Fußes liegt die Flimmerrinne, aus der sich im hinteren Abschnitt mittels einer kleinen Einstülpung ein Säckchen, die rudimentäre Byssushöhle (vgl. S. 89) gesondert hat. Vom Nervensystem sind Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion, letzteres mit den Statocysten zu erkennen. Der Darmkanal hat beträchtlich an Umfang zugenommen, insbesondere haben Magen und Enddarm eine wesentliche Umwandlung erfahren, die schließlich die Trennung in Kristallstieldarm und Dünndarm zur Folge hat (vgl. Schema Fig. 73c, S. 112). Vor dem Ösophagus liegt die bereits stärker gewordene, aber noch einfache Mundlappenfalte. Die Lebersäckchen reichen mit ihren Lappen bis weit in den Eingeweidesack hinein. Herz, Pericard und Niere sind auch hier noch nicht eingezeichnet, um das Bild nicht zu verwirren. Ihre ungefähre Lage ist durch den hellen Hof um den Enddarm herum gekennzeichnet. Von den Geschlechtsorganen war auf diesem Stadium noch keine Spur zu entdecken.

Wenn auch, wie wir in vorstehender Beschreibung sahen, die Organe der jungen Muschel bereits zu weiter Entfaltung gelangt sind, so bedarf es doch noch tiefgreifender Umgestaltungen und Neubildungen, bis sie in ihrer Organisation der ausgewachsenen Muschel gleichkommt. Leider brechen meist die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ihre Beoabchtungen schon auf solch frühen Stadien ab. Mir scheint zu Unrecht, denn es gehört nicht nur das Studium der jungen Anlage eines Organs, sondern auch das seines weiteren Ausbaues zu den Aufgaben der Entwicklungsgeschichte. Mitunter ist der Bau des ausgewachsenen Organs kaum zu verstehen, wenn nicht wenigstens die wichtigsten Übergangsstadien aus dem ganzen Verlauf der Entwicklung bekannt sind. (Vgl. z. B. den Abschnitt über die Nierenschleifen S. 131). Bei der vorliegenden Untersuchung konnte mehr noch im Kapitel von der Organbildung als hier in der Übersicht, Rücksicht auf spätere Entwicklungsstadien genommen werden, soweit es überhaupt bei der Seltenheit des Materials möglich war. Man überzeuge sich davon in den Abschnitten über Darmkanal, Sinnesorgane, Byssusdrüse und Geschlechtsorgane.

In Fig. 35 (S. 60) ist eine 2,08 mm lange und 1,41 mm hohe junge Muschel dargestellt. Es ist das wichtige Stadium mit beginnender Anlage der inneren Lamelle der inneren Kieme. Im Vergleich zu Fig. 34 fällt vor allem die starke Ausbildung des hinteren Körperabschnittes

ins Auge, der aber im Umriß schon die sich vorbereitende Zuspitzung des späteren Hinterendes erkennen läßt. Vom Wirbel aus, der noch die unversehrte Glochidienschale mit Haken aufweist, besitzen vor-

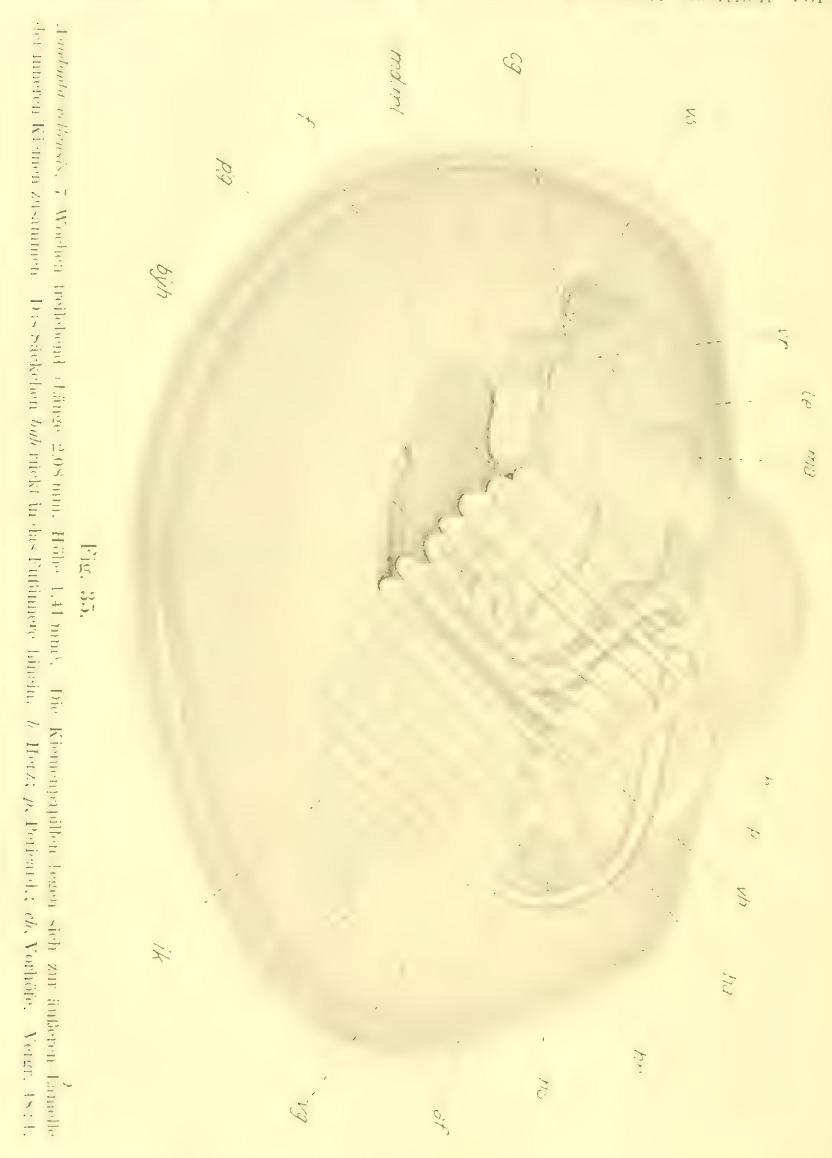


Fig. 35.

Anodonta cellensis, 7 Wochen freilebend (Länge 2,08 mm, Höhe 1,41 mm). Die Kiemenpapillen legen sich zur äußeren Lamelle der inneren Kiemen zusammen. Das Säckchen *byh* rückt in das Fußinnere hinein. *h* Herz; *p* Pericard.; *vh* Vorhöfe. Vergr. 48:1.

derer und hinterer Schalenabschnitt nahezu gleiche Ausdehnung. Man vergleiche dazu die Aufsichtsbilder Fig. 27 (S. 45) und Fig. 41 (S. 65). Wesentliche Umwandlungen in betreff der inneren Organisation haben

Darmkanal, Kiemen, Herz, Pericard und Niere erfahren. Die Mundöffnung umgibt das schon deutlich gefältelte äußere Mundlappenpaar. Das innere entsteht eben erst auf diesem Stadium und wird vom äußeren verdeckt. Charakteristisch ist die Form des kurzen Ösophagus. Am Magen macht sich von oben der Wulst der Magenfalte bemerkbar, der hintere Abschnitt bildet sich zum Kristallstieldarm um. Die Schlinge des Dünndarms kommt immer mehr zum Ausdruck, auch setzen sich Dünn- und Enddarm scharf von einander ab (vgl. Schema Fig. 73 *d*, S. 112). Die Kieme besteht aus 24 Papillen, die meist mit den umgebogenen Spitzen mit einander verschmolzen und durch eine feine Membran verbunden sind. Nur die hintersten eben erst hervorgesproß-



Fig. 36.

Anodonta cellensis, etwa $1^1/_4$ cm lang, Schale und rechte Mantelhälfte entfernt. Die äußeren Kiemen *äk* sind kaum halb so lang als die inneren *ik*. Mundlappen *mdl* und Atemsipho *si* sind weit entwickelt.

ten Papillen sind noch frei. Fig. 48 (S. 79), nach einer etwas älteren jungen Muschel gezeichnet, weist bereits 30 Papillen auf. Hier ist die Bildung der inneren Lamelle der inneren Kieme auch schon so weit fortgeschritten, daß man den Bildungsmodus erkennen kann. Das Nähere vergleiche im Abschnitt »Kiemen« bei der Organbildung (S. 75). Für unsre jetzigen Beobachtungen ist vor allem wesentlich, daß die beiderseits reflektierten Lamellen mit den Membranen untereinander verschmelzen (vgl. Fig. 50, S. 80), sodaß jetzt die Kiemen einen geschlossenen Raum umhüllen, der nur vom Fuß durchbrochen wird. Das bedeutet für die junge Muschel den Beginn der ventralen Abgrenzung des Kloakenraumes, einer völlig neuen Körperhöhle. Der end-

gültige Abschluß des Kloakenraumes erfolgt dann erst, wenn die reflektierte Lamelle auf der Höhe der Ausgangsleiste der äußeren angelangt ist. Am Nervensystem sind wichtige Änderungen nicht zu bemerken. Interessant ist die bereits erfolgte Abschnürung des Säckchens (*bgh*) von der Flimmerrinne und seine Verlagerung in das Fußinnere hinein. An der geraden Strecke des Enddarms treten zum erstenmal Herz mit Vorhöfen, Pericard und Niere hervor. Während Bau und Lage der ersteren leichter zu verstehen sind, nehme man zum Verständnis der letzteren Fig. 91 (S. 143) zu Hilfe. Die Lage der ersten Geschlechtszellen ist dort bei *gz* angedeutet.

Das Stadium der 5,7 mm langen und 3,4 mm hohen Muschel mit der jungen Anlage der äußeren Kieme fand keine totale Darstellung, da dasselbe, ohne es unnötig zu gefährden, bald in Schnitte zerlegt wurde. Welche gute Dienste es geleistet hat, möge man in den betreffenden Abschnitten über Kiemen (S. 75), Sinnesorgane (S. 102), Geschlechtsorgane (S. 157) nachlesen.

Zum Schluß sei noch auf die in Fig. 36 gegebene seitliche Ansicht einer 12 mm langen Muschel hingewiesen. Der besseren Übersicht halber sind Schale und rechte Mantelhälfte entfernt worden. Es fällt sogleich die Gestalt der Kiemen ins Auge. Jedes Blatt besteht bereits aus zwei Lamellen, die aus zahlreichen quer unter einander verbundenen Segmenten besteht. Die äußere Kieme (*äk*) reicht jedoch kaum bis zur halben Höhe der inneren (*ik*), läßt dabei an der, nach dem vorderen und hinteren Ende abnehmenden Länge der Papillen, auf einen andersartigen Entstehungsmodus schließen (vgl. S. 81), wie wir ihn für die innere Kieme kennen gelernt haben. Die paarigen Mundlappen (*mdl*) und der Atemsipho (*si*) sind ihrer definitiven Gestalt schon sehr ähnlich.

VI. Organbildung.

1. Schale.

Die für das *Anodonta*-Glochidium so charakteristische Glochidienschale (vgl. Fig. 22, 23, S. 30) nimmt am Aufbau der definitiven Schale keinen direkten Anteil. Völlig unverändert überdauert sie die Zeit des parasitischen Lebens und sitzt später dem Wirbel der endgültigen Schale so lange auf, bis sie durch mechanische oder chemische Einwirkungen von außen her zerstört wird. In diesem Verhalten gleicht sie, wie schon früher erwähnt, durchaus dem »Prodissoconch« vieler mariner Lamellibranchier, worauf R. JACKSON in seiner »Phylogeny of the Pelecypoda« nachdrücklich hingewiesen hat. Bei *Anodonta* ist aller-

dings infolge der weitgehenden Anpassung der Larven an die parasitische Lebensweise der Unterschied des Prodisso- zum Dissoconch (larvalen zur definitiven Schale) weit größer als in den von JACKSON angeführten Fällen.

Die früheste Anlage der definitiven Schale erfolgt wahrscheinlich schon in der letzten Zeit des parasitischen Lebens in Gestalt einer feinen Perlmutterlamelle, mit welcher der definitive Mantel des reifen Parasiten die Glochidienschale auskleidet. Sie tritt in dieser Zeit aber nie über den Rand der Larvenschale hinaus. Hierdurch unterscheidet

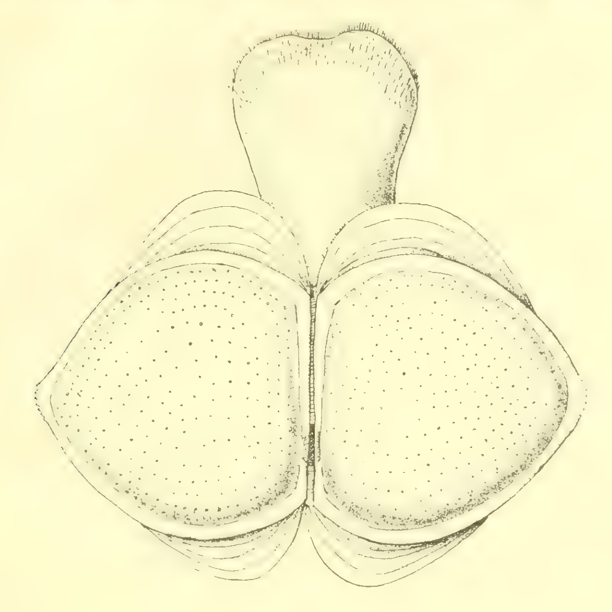


Fig. 37.

3—4 Wochen freilebende *Anodonta cell.* mit ausgestrecktem Fuß. Die definitive Schale tritt mit den ersten Zuwachsstreifen unter den seitlichen Rändern der Glochidiumschale hervor. (Dorsalaufsicht). 111 : 1.

sich *Anodonta* deutlich von *Unio*, bei der HARMS ein Wachstum der endgültigen Schale noch gegen Ende des Parasitismus beobachtete. Neuerdings haben COKER und SURBER (Nr. 10, S. 181/182) für eine nordamerikanische Unionide *Lampsilis laevissimus* ein ganz beträchtliches Schalenwachstum in der parasitischen Periode beschrieben. Die 0,095 mm langen und 0,15 mm hohen beilförmigen Glochidien wuchsen zu jungen Muscheln von 0,320 mm Länge und 0,215 mm Höhe heran.

Vom Beginn des freien Lebens an übernimmt bei *Anodonta* der Mantelrand die wichtigste Rolle beim Aufbau der definitiven Schale,

man sieht ihn bei jungen Najaden immer etwas über den Rand der Glochidienschale greifen. Schon nach den ersten Tagen treten zunächst am vorderen, später auch am hinteren Rande feine, parallele Zuwachsstreifen der neuen Schale auf. Durch ihre schneeweiße Färbung heben sie sich deutlich vom gelben Glochidium ab. Fig. 37 zeigt uns diese Verhältnisse an einer eine Woche alten Najade. An den Spitzen der Larvenschale erscheinen die Zuwachsstreifen erst viel später, da hier die endgültige Schale zuvor die beim Anheften der Larve nach innen eingeschlagenen Schalenhaken wieder aufrichten muß — ein Vorgang, der uns durch Fig. 38, die nach einer etwa drei Wochen alten Najade angefertigt wurde, veranschaulicht wird. Man schaut von unten in die geöffnete Schale hinein, erkennt nebenbei die Lage des Ligamentes und bemerkt an beiden Enden der Schloßlinie die Grenzen des ursprünglichen Schalenhäutchens (vgl. S. 21). Es ist leicht erklärlich, daß durch die Überwindung dieses Hindernisses, die sonst regelmäßig konzentrisch verlaufenden Zuwachsstreifen unter den Haken eine konkave Auslenkung erfahren. In der seitlichen Ansicht der Fig. 39 (Najade 3—4 Wochen alt) sowie auch noch bei den folgenden Stadien macht sie sich deutlich bemerkbar. Sie verliert sich meist erst im Verlauf des zweiten Jahres. Fig. 39, sowie Fig. 40 (S. 65), letztere in der Aufsicht auf die Schloßlinie einer 0,66 mm langen, 0,48 mm hohen Najade, lassen die Lage der larvalen zur engültigen Schale erkennen. Fast um 180° geöffnet liegt die Glochidienschale den Wirbeln

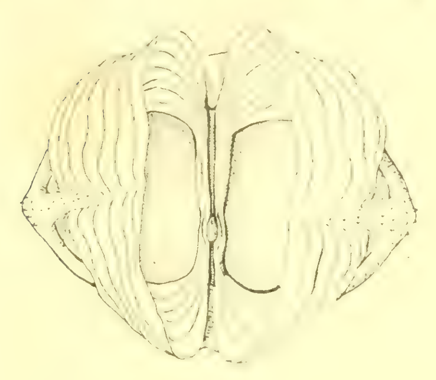


Fig. 38.
Schale einer 2—3 Wochen freilebenden *Anodonta cell.* in Ventralansicht. Ligament, unpaares Schalenhäutchen. Auslenkung der Zuwachsstreifen durch die Haken der Larvenschale. Vergr. 84 : 1.

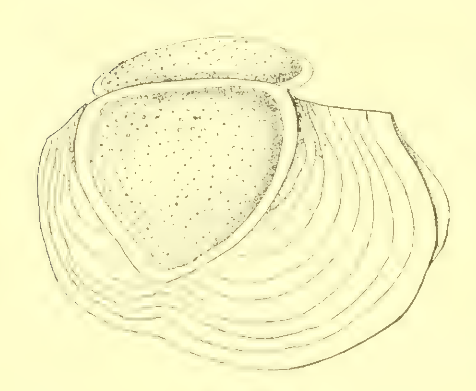


Fig. 39.
Schale vom gleichen Stadium der Fig. 38 in seitlicher Ansicht. Vergr. 84 : 1.

der definitiven auf, aber noch ist letztere nicht umfangreich genug, um die Haken völlig aufzurichten. Weiter fortgeschritten ist dieser Vorgang schon beim Stadium der Fig. 34, S. 58.

Bis zu diesem Alter wurde die Schalenbildung auch von Harms verfolgt. Man vgl. nur Fig. 6, Nr. 21, S. 811. Darüber hinaus ergaben sich nun überraschende Befunde, die durch einen vollständigen Wechsel in der Form gekennzeichnet sind. Man kann den frühen Stadien etwa von der Form der Fig. 39 (S. 64) eine gewisse Ähnlichkeit mit der ausgewachsenen Muschel nicht absprechen, jedoch ist bei der jungen Muschel gerade das Vorderende das umfangreichere, während bei der alten das Umgekehrte der Fall ist. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden dann aber am Hinterende die Zuwachsstreifen immer breiter, was zunächst dazu führt, daß die junge Muschel eine nahezu symmetrische Gestalt annimmt. Das veranschaulichen uns die Fig. 41, und 27. S. 45 (Stadium der Fig. 35. 2,08 mm Länge; 1,41 mm Höhe). Der Wirbel mit der aufsitzenden Glochidienschale ist in die Mitte der sanft zu beiden Seiten absinkenden Schloßlinie gerückt. Neben den konzentrisch verlaufenden Zuwachsstreifen zeigt die beim Schalenexemplar schneeweiße, beim lebenden Tier klar und durchsichtige Schale schon drei

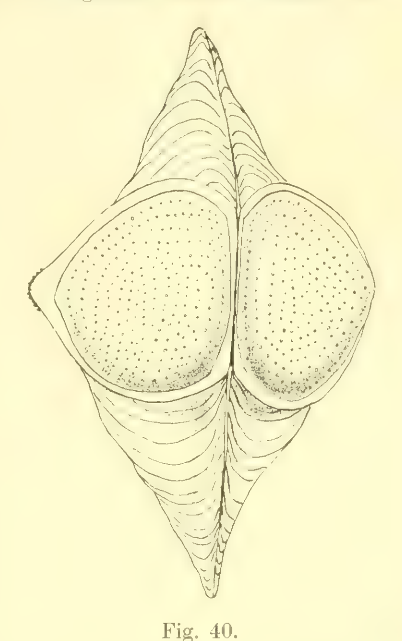


Fig. 40.
Schale einer 5—6 Wochen freilebenden *Anodonta cell.* (Dorsalaufsicht). Vergr. 84 : 1.

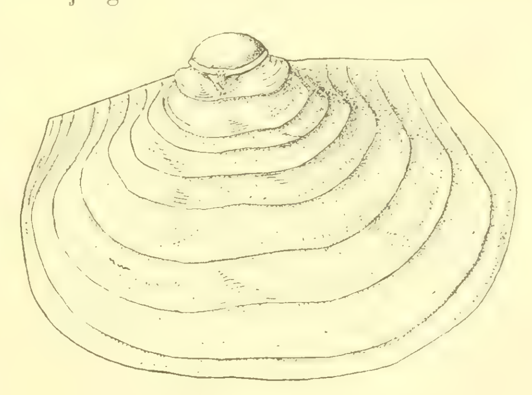


Fig. 41.
Schale einer 7 Wochen freilebenden *Anodonta cell.* in seitlicher Ansicht. Vergr. 84 : 1.

wallförmige Erhebungen auf. Das schnelle Heranwachsen der Hinterseite hat, wie bereits in der Übersicht S. 59 hervorgehoben wurde, seine Ursache in dem schnellen und umfassenden Ausbau der Region von Kiemen, Herz und Nieren.

Die nächstfolgenden Vorgänge der Schalenbildung konnten aus Mangel an passenden Stadien bisher nicht beobachtet werden. Die Untersuchung setzt erst wieder ein, bei einem 5,7 mm langen und 3,4 mm hohen Tier, wie es Fig. 42 darstellt. Wie zu erwarten war, hat nunmehr das Hinterende das Vorderende im Wachstum bedeutend überholt. Der Wirbel, immer noch die Larvenschale aufweisend, ragt weit über die zweifach eingeknickte Schloßlinie empor. Es sei hier noch einmal ausdrücklich hervorgehoben, daß bis zur Fig. 41 (S. 65) die dargestellten jungen Muscheln der spec. *cellensis* angehören, während die im Freien gefundene Muschel der Fig. 42 wie auch die in Fig. 43 (S. 67) abgebildete, wahrscheinlich der spec. *piscinalis* angehören.



Fig. 42.
Junge *Anodonta piscinalis* (Länge 5,7 mm, Höhe 3,4 mm). Auf dem Wirbel noch die Glochidiumschale erkennbar. Typisch wellenförmige Skulptur der jugendlichen *Anodonta*-Schale.

Über die Entstehung der wellenförmigen Erhebungen und der Gruben kann ich vorläufig nichts aussagen, ebensowenig über die Art ihrer Anordnung. Im allgemeinen scheinen sie bei *A. piscinalis* eine regelmäßigere Lagerung aufzuweisen als bei *A. cellensis*. (Bei den jungen Unionen treten auch starke Unregelmäßigkeiten im Bau der Schale auf. Hier haben sie, wie an einer ganzen Reihe sehr junger Stadien beobachtet werden konnte, mehr die Gestalt teils konzentrisch um den Wirbel gelagerter, teils strahlenförmig von ihm ausgehender Höcker.) Es bleibe vor der Hand noch dahingestellt, ob in dieser eigenartigen Skulptur der jungen Schale eine Erinnerung an skulpturierte Vorfahren vorliegt. Hier wird erst ein genaues vergleichendes Studium an größerem Material weitere Aufklärung bringen. Die jungen äußerst flachen Anodonten erhalten jedenfalls dadurch ein so charakteristisches Aussehen, daß man sie nicht mehr mit anderen kleinen Süßwasserbivalven verwechseln kann, sobald man sie einmal gesehen hat.

Das weitere Schalenwachstum ist durch zweierlei gekennzeichnet.

Einmal hebt sich auf der jetzt völlig glatten Oberfläche deutlich das hellgelb, nach dem Rande grünlich gefärbte Periostracum ab. Andererseits gelangt die Wölbung der Schale immer mehr zum Ausdruck. Fig. 43, gezeichnet nach einer 26 mm langen, 17,9 mm hohen, 7,1 mm dicken Muschel, die schon S. 10 in bezug auf die Frage nach den Brutzeiten näher betrachtet wurde, mag das veranschaulichen. Die konzentrischen Ringe sind lediglich Zuwachsstreifen, es zeichnet sich keiner als Jahresring aus.

Gleichsam als Beleg für die hier gegebene Darstellung der Schalenentwicklung kann Fig. 44 (S. 68) dienen, die an zwei Exemplaren von *A. piscinalis* den verhältnismäßig selten anzutreffenden Anblick fast völlig erhaltener Wirbel gewährt. Am Wirbel findet man die weiße

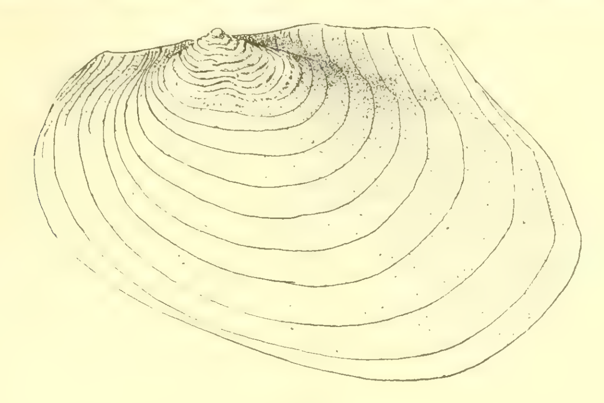


Fig. 43.
Schale von *Anodonta piscinalis* (Länge 26 mm, Höhe 17,9 mm). Auf dem Wirbel die schneeweiße skulpturierte Jugendschale, zum Schalenrand hin glatte, leicht gelbgrün gefärbte Oberfläche.

Schale der jungen Muschel mit den zur Schloßlinie hin immer enger und enger werdenden Wellenfurchen, während nach den Schalenrändern zu das Periostracum mit Zuwachsstreifen und Jahresringen sichtbar ist. Die beginnende Zerstörung des Wirbels macht sich jedoch schon dadurch bemerkbar, daß er an der Spitze von Periostracum entblößt ist. Die angenagten Ränder desselben treten bei beiden Muscheln hervor.

Es sei noch mit wenigen Worten die Histologie der Schalenbildung berücksichtigt. An der Glochidienschale ist auf den Schnittbildern Fig. 65 (S. 101), Fig. 66 *lsl* (S. 102) keine Differenzierung wahrzunehmen. Als feiner gelber Saum liegt sie dem äußeren Mantelepithel (*ep*) an. Die Anlage der definitiven Schale macht sich in Fig. 82, S. 128) durch Anlagerung einer feinen, gleichmäßigen Perlmutterschicht (*pm*) be-

merkbar. Das Periostracum (*per*) (ursprünglich Schalenhäutchen) geht ohne Unterbrechung von der larvalen zur definitiven Schale über. Es scheint mir für die Vorstellung von der Schalenbildung (ausführlicher Überblick über die betreffende Literatur beim ausgewachsenen Tier siehe in der Arbeit von Raßbach. Nr. 89. S. 446) von Wichtigkeit zu sein, daß die im Verlauf der Entwicklung zuerst entstehende Schicht



Fig. 44.
Zwei nahezu ausgewachsene Exemplare von *Anodonta piscinalis* mit gut erhaltenen Wirbeln. (Wellenförmige Skulptur.)

der definitiven Schale durchaus der späteren Perlmutterschicht gleicht. Für die erste Anlage der Prismenschicht fehlen mir die Bilder, da sie auf Stadien stattfindet, die bisher noch nicht zu erlangen waren. Fig. 68—70 auch Fig. 50 zeigen bei einer 5.7 mm langen Muschel bereits alle drei Schichten. Hier überholt die Prismenschicht jetzt die dünne Perlmutterlage beträchtlich. Abgelöste Teile des Periostracums zeigten auf ihrer Innenseite in regelmäßiger Verteilung kleine, spitze Erhebungen etwa wie die Zähne auf einer Feile.

Das Ligament ist beim Glochidium ein inneres. Es liegt als kleines, elastisches Band im hinteren Drittel der Schloßlinie (vgl. Fig. 25, S. 33). Auf dem Längsschnitt der Fig. 26, S. 34 ist der zunächst noch gleichmäßige innere Bau sichtbar. Später zackt es sich nach den Seiten hin aus (Fig. 60, S. 97), wodurch wahrscheinlich die Sonderung in eine innere und äußere Ligamentschicht angebahnt wird. Auf Bildern aus der nachparasitären Zeit, etwa von der dritten Woche an, sind die Ligamentschichten bereits deutlich gesondert (vgl. Fig. 84, S. 130; Fig. 98, S. 158).

Der Übergang zu einem äußeren Ligament ist in den Fig. 60, S. 97 und 90, S. 137 schon vollzogen. Besonders in Fig. 98, 50. S. 158, 80 treten die Zusammenhänge des Ligaments mit den neu gebildeten Schalenschichten hervor.

2. Mantel, Mundlappen und Siphonen.

Vor Beginn einer näheren Betrachtung der Umwandlungsvorgänge des larvalen in den definitiven Mantel, wie wir sie nach ihrer gröberen Morphologie schon vorn im Überblick kennen lernten, erscheint es geboten, auf einen mißverständlichen Sprachgebrauch der bisherigen Untersucher aufmerksam zu machen. Wenn dort von einem larvalen oder definitiven Mantel die Rede ist, so ist zumeist nur auf die innere, der Mantelhöhle zugewendete Epithelschicht bezug genommen. Sie ist es ja allerdings, die im Lauf des parasitischen Lebens den eigenartigen Umbildungsprozeß erleidet. Es sei jedoch ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß die ganze Umwandlung ohne das Körperepithel, welches auch das zur Schale gewendete Blatt des jeweiligen Mantels bildet, nicht denkbar wäre. Das Körperepithel (durchweg mit *ep* bezeichnet) bleibt während der ganzen Umwandlung bestehen, ist aber gewöhnlich äußerst dünn, und daher auf den Schnitten oft nur als feiner Plasmasaum dicht an den Schalenhälften erhalten. (Vgl. Fig. 12, 60—62, 55, 75, 81.)

Sobald die Larve zum Parasitismus gelangt, beginnt ein allgemeiner Zerfall der Mantelinnenfläche. Eingeleitet wird dieser Vorgang durch den Schwund der vier Paar feiner Sinnesborstenzellen und die Resorption der Larvenfadendrüse. Der Larvenfaden ist hingegen mitunter noch lange in den parasitierenden Larven anzutreffen (vgl. Fig. 61, S. 97; Fig. 75, S. 116 [*lf*]). Die Mantelzellen selbst verlieren bald ihre regelmäßige Gestalt und senden pseudopodienartige Fortsätze in die Mantelhöhle hinein (Fig. 60, S. 97). Die Zellgrenzen werden in der

Folgezeit immer undeutlicher; die Kerne, vor allem die Kernkörperchen, nehmen an Größe zu (Fig. 60, S. 97; Fig. 65, S. 101).

Mit der beginnenden Neubildung der definitiven Organe setzt auch ein mechanischer Zerstörungsprozeß der larvalen Mantelzellen ein, der, obgleich an anderer Stelle schon berücksichtigt, hier noch einmal in seinen wesentlichsten Zügen wiedergegeben sei. Durch das Wachstum der Ränder der seitlichen Gruben werden zunächst die larvalen Mantelzellen hinten ganz aus der Nähe des Fußwulstes hinweggedrängt (Fig. 28, S. 50). Letzterer schiebt sich darauf, besonders nach dem Zerfall des larvalen Adductors, wie ein Pflug nach vorn und drückt sie auch hier zur Seite. Während dieser Vorgänge stellen sich, etwa in der zweiten Woche des parasitischen Lebens, plötzlich von allen Seiten des Schalenrandes und von den Rändern der definitiven Organanlagen her die neuen Mantelzellen ein. An den Schalenrändern entstehen sie aus dem Körperepithel. Nach meinen Befunden glaube ich annehmen zu müssen, daß schon im Glochidium definitive Mantelzellen vorgebildet sind. Namentlich fand ich solche Zellen mit kleinen, stark färbbaren Kernen in der Gegend der Schalenhaken. Das vordringende, endgültige innere Mantelepithel nimmt, wie Fig. 29, S. 51 und Fig. 30, S. 52 erkennen lassen, bald den wesentlichsten Anteil an der Zerstörung der larvalen Mantelzellen. So bildet sich zunächst jederseits ein Ring, später ein Haufen und endlich der »pilzförmige Körper« (vgl. Fig. 31, S. 54 und Fig. 45) von larvalen Mantelzellen. Noch gegen Ende des zweiten Drittels der parasitischen Periode sind aber auch diese letzten Reste resorbiert und damit ist die Anlage des definitiven Mantels vollständig geworden (Fig. 32, S. 55).

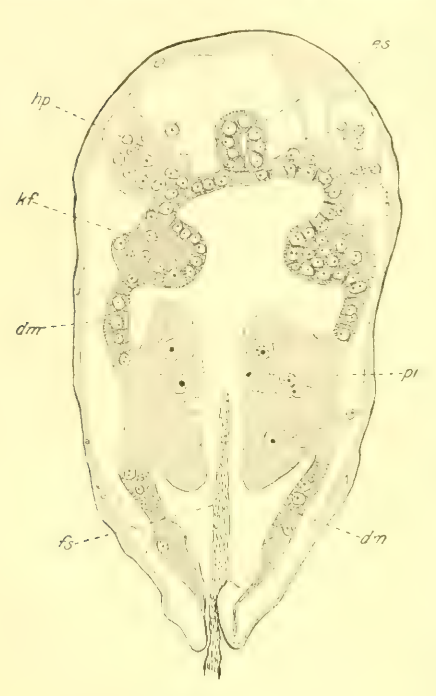


Fig. 45.
Querschnitt durch eine 5 Tage parasitierende *Anodonta*-Larve. *fs*, Flossenstrahl; *dm*, definitive Mantelzellen; *pi*, pilzförmige Körper; *kf*, Kiemenfalte; *hp*, Anlage von Herz, Pericard; *es*, Entodermsäckchen. Vergr. 300 : 1.

Die definitiven Mantelzellen unterscheiden sich im Bau wesentlich von den larvalen. Das beweisen am besten Bilder, in denen beide nebeneinander vorkommen, wie in Fig. 59, S. 95, Fig. 65, S. 101. Sie sind kurzcylindrisch und besitzen kleine rundliche Kerne, die mit einem gut ausgebildeten Chromatingerüst und kleinen Nucleolen ausgerüstet sind.

Noch ehe der definitive Mantel vollständig geschlossen ist, beginnt sich der Mantelrand (*mr*) in besonderer Weise auszubilden. Auf den Totalbildern (Fig. 29, 31, 32) hebt er sich wulstartig vom Schalenrand ab. Die Schnittfiguren 59, 65, 66, 81 lassen eine ganze Stufenfolge früher Stadien erkennen. Bemerkenswert ist darin vor allem das Auftreten von Mesenchymzellen, aus denen wahrscheinlich die bindegewebigen und muskulösen Elemente des späteren Mantels hervorgehen.

Nach Beginn des freien Lebens tritt der Mantel in eine Periode starken Wachstums ein, mit der die Bildung der definitiven Schale gleichen Schritt hält. Dabei eilt der Mantelrand der Schale immer etwas voraus. Mitunter schwillt er beim lebenden Tier stark an, wobei die lebhaft tätigen Flimmern der Innenfalte sichtbar werden.

Am Totalbild ist in Fig. 34, S. 58 und Fig. 35, S. 60 die weitere Ausbildung des Mantels sichtbar, während die Schnitte Fig. 83, S. 129, Fig. 68, 69, 70 und Fig. 50 die histologischen Einzelheiten wiedergeben. An den Schnittbildern fällt zunächst die überaus starke Streckung der Zellelemente des inneren Mantelepithels ins Auge. Die ehemaligen Cylinderzellen sind in plattenförmige, lang gezogene umgewandelt, die durchaus denen des äußeren Körperepithels gleichen. Zwischen beiden Schichten befinden sich große Lakunen, die nur hin und wieder von schmalen Bindegewebsbrücken durchzogen sind. Diese Gleichförmigkeit im Bau besitzen die Mantelflächen auf ihre größte Erstreckung hin. Nur ventral von der Mantellinie (Fig. 35, S. 60), am ganzen Mantelrand und an der Schloßlinie tritt eine wesentliche Differenzierung im histologischen Aufbau ein. (Fig. 50, S. 80) gibt davon einen guten Überblick (Querschnitt durch die hintere Region einer 5,7 mm langen *A. piscinalis*). Unter dem Ligament befindet sich ein auffallend hochcylindrisches Epithel. Es fand bereits nach einem Schnitt derselben Serie in der Fig. 46 bei Rassbach (Nr. 89, S. 423) eine genauere Darstellung. Auffallend ist die basale Lage der Kerne und die körnige Struktur des Plasmas. Von der Mantellinie an zum Schalenrand nehmen sowohl äußeres wie inneres Epithel stark an Höhe zu. Im Innern mehren sich die Muskelstränge, auch sind zahlreiche Phagocyten in dieser Region anzutreffen. Dazu kommt am äußeren Rand noch das,

bei ausgewachsenen Lamellibranchiern häufig beschriebene, regelmäßige System von Falten, das bei der Schalenbildung wichtige Funktionen ausübt. Deutlich sichtbar ist auf beiden Seiten die Insertion des Periostracumhäutchens an der Außenseite der Mittelfalte. Im großen Ganzen ist eine schon weitgehende Übereinstimmung mit den betreffenden Verhältnissen beim erwachsenen Tier nicht zu verkennen, daher soll hier auf den Bericht weiterer Einzelheiten verzichtet werden. (Vgl. S. 74.)

Mundlappen: Bald nachdem während der parasitischen Periode der Ösophagus zum Durchbruch gelangt ist, bildet sich zunächst an

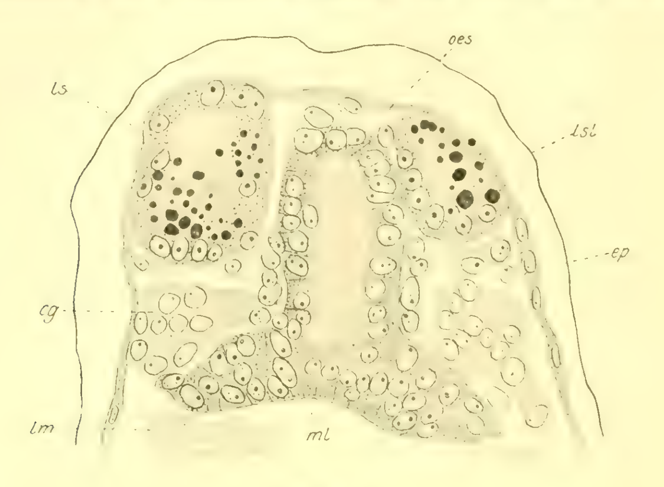


Fig. 46.

Querschnitt durch den vorderen Abschnitt einer 31 Tage parasitierenden Larve. *oes*, Oesophagus; *ml*, Anlage des vorderen Mundlappenpaares; *ls*, Lebersäckchen; *cg*, Cerebralganglion; *ep*, Körperepithel. Vergr. 581 : 1.

seiner Vorderseite eine kleine Epithelfalte, die Vorderlippe. Von der Vorderlippe aus reicht die Falte aber zu beiden Seiten noch in den Winkel hinein, den Mantel und Vorderkörper mit einander bilden. Aus diesen seitlichen Fortsätzen gehen die äußeren Mundlappen hervor. Fig. 33, S. 56 zeigt diese frühe Anlage (*ml*) in seitlicher Ansicht. Daß wirklich die Anlage zunächst nur von der Vorderlippe ausgeht, beweist der Sagittalschnitt in Fig. 71, S. 109. Fig. 46 gibt im Querschnitt die Verhältnisse bei einem etwas älteren Stadium wieder. In der ersten Zeit des freien Lebens wachsen die Mundlappen beträchtlich heran. Wie aus Fig. 34, S. 58 zu ersehen ist, bilden sie dort schon ein ansehnliches kragenförmiges Organ, das bis über den Eingeweidesack reicht und eine feine Streifung in der Querrichtung aufweist. Auf

dem Sagittalschnitt (Fig. 74, S. 114) tritt die Vorderlippe (*vl*) deutlich hervor; ganz schwach ist auch die eben in der Entstehung begriffene Hinterlippe (*hl*) angedeutet. Aus letzterer bilden sich nunmehr durch eine zweite Falte, die zwischen dem äußeren Mundlappenpaar und dem Fuß zu liegen kommt, die inneren Mundlappen. Ihre weitere Ausbildung geht aus Fig. 35, S. 60 und Fig. 36, S. 61 hervor; auch wird das Schema Fig. 67, S. 103 das Verständnis der Lagebeziehungen zwischen Mantel, Kiemen, Mund und Mundlappen erleichtern. In Fig. 35, S. 60 tritt die in Fig. 34 schon angedeutete Fältelung der Mundlappenoberfläche noch stärker hervor; in Fig. 36, S. 61, die nach einer 12 mm langen Muschel entworfen ist, kommt das Aussehen der Oberfläche den Verhältnissen beim ausgewachsenen Tier recht nahe.

Auf Grund des kiemenartigen Aussehens und der Lage sind die Mundlappen von Autoren wie DALL (Nr. 113), PELSENEER (Nr. 123) und THIELE (Nr. 103) als Organe, welche die Atmung unterstützen, als »Nebenkiemen« angesprochen worden, daneben findet sich die Deutung als Sinnesorgane. RYDER hat (Nr. 91, S. 787) den Versuch gemacht, für die Auster Kiemen und Mundlappen auf eine embryonale Anlage zurückzuführen. Demgegenüber haben ZIEGLER und WASSERLOOS (Nr. 111, S. 559; Nr. 109, S. 241 ff.) für *Cyclas cornea*, MEISENHEIMER für *Dreissensia* (Nr. 84, S. 82 ff.), DREW für *Nucula delphinodonta* (Nr. 67) eine gesonderte Anlage der Mundlappen aus dem Velum der Trochophora festgestellt. Daß auch bei *Anodonta*, deren Larven kaum noch eine Ähnlichkeit mit der Trochophora besitzen, Kiemen und Mundlappen einer durchaus getrennten Anlage entspringen, dürfte bei Berücksichtigung des Kapitels über die Kiemenentwicklung zur Genüge durch die vorliegende Untersuchung dargetan sein. WALLENGREN (Nr. 108, S. 27) lehnt neuerdings vom physiologischen Gesichtspunkt aus einen allzu engen Vergleich von Mundlappen und Kiemen ab und faßt erstere vielmehr als ein die Nahrungsaufnahme vermittelndes Organ auf.

Zum Schluß sei noch auf den Querschnitt der Fig. 70, S. 106 verwiesen. Das was dort von den Mundlappen einer 5, 7mm langen *Anodonta* getroffen ist, weist einen ganz anderen histologischen Bau auf, als wir ihn auf den Schnitten durch die Kieme im Folgenden noch kennen lernen werden.

S i p h o n e n (dorsaler Mantelschlitz). Die einzigen Angaben über das Zustandekommen der Siphonen bei *Anodonta* finden sich bei HARMS. Er beobachtete an dem hinteren Mantelrand seiner ältesten Najaden (Nr. 25, S. 376) jederseits zwei kegelförmige Wucherungen, die bei geschlossenen Schalen einander berühren und so eine Öffnung, den

Atemsipho bilden«; auch erwähnt er «kleine, papillenartige Erhebungen, die offenbar zu den Fransen des Siphos sich weiter herausbilden«. Die erste Beobachtung konnte ich an 6—7 Wochen alten Najaden bestätigt finden, jedoch handelt es sich meines Erachtens bei den Untersuchungen nicht um die Anlage des eigentlichen Atemsiphos, sondern um Abschnitte des undifferenzierten Mantelrandes, die von den hintersten Partien der Kiemenleisten nach innen vorgedrängt werden und auch im Verlauf der weiteren Entwicklung zwischen Anal- und Atemsipho stets aufzufinden sind. Anal- und Atemsipho selbst entstehen erst als sekundäre Bildungen, nachdem die Mantelränder sich in zwei, bzw. drei Falten aufgespalten haben. Es sei jedoch gleich hier hervorgehoben, daß, wenn wir bei *Anodonta* von Siphonen reden, zu bedenken ist, daß geschlossene, röhrenförmige Siphonen überhaupt nicht vorkommen. Infolgedessen findet im Verlauf der Ontogenie auch nicht die doppelte Verschmelzung des rechten und linken hinteren Mantelrandes statt, wie sie z. B. WASSERLOOS für *Cyclas*, eine echte Siphonen tragende Form beschrieben, hat.

Wie wir weiter vorne schon sahen, beginnt die Differenzierung des Mantelrandes schon bei den ganz jungen Najaden. Hier sei noch nachgetragen, daß Außen- und Mittelfalte erst bei Stadien von etwa 1,5 bis 2,5 mm Länge deutlich von einander geschieden sind. Die Innenfalte tritt zu allerletzt auf, und zwar zunächst am hinteren Mantelrand bei Stadien von etwa 3 mm Länge an aufwärts. Es seien hier kurz die Ergebnisse wieder gegeben, die sowohl am Totalpräparat wie auch an Schnitten durch eine 3,1 mm lange, 2,1 mm hohe *Anodonta cellensis* vom Ligament rückwärts bis zum ventralen Mantelrand gewonnen wurden (vgl. Fig. 91, S. 143). Unter dem Ligament befand sich eine einheitliche Schicht hohen Cylinderepithels, das nach rückwärts unter der Schloßlinie immer niedriger wurde. Erst kurz vor dem Übergang zur hinteren Kante teilte sich der Rand in Außen- und Mittelfalten auf, jedoch waren die beiderseitigen Mittelfalten vollständig mit einander verschmolzen. Vom Ende des Schloßrandes waren für ein kurzes Stück die beiderseitigen hinteren Mantelränder frei; auf Schnitten zeigten sie beim Zusammenhang mit dem Periostracum Außen- und Mittelfalte jeder Seite getrennt. Dieser offene Schlitz stellt die Anlage des später auf den Schloßrand verlagerten dorsalen Mantelschlitzes dar. Gleich unter ihm tritt nun zum erstenmal die Innenfalte auf, und zwar zunächst in Gestalt einer kurzen, wahrscheinlich erst sekundär durch Verschmelzen der beiderseitigen Innenfalten entstandenen Brücke. Diese Verbindung der rechten und linken Mantelhälften ist die einzige, welche bei

Anodonta im Lauf der Entwicklung stattfindet. Später wird die Brücke länger, kommt dabei teilweise an den Schloßrand zu liegen und bildet dann die dorsale Wand jenes Kanals, der von der Kloakenhöhle aus über den After und hinteren Schließmuskel hinweg zum dorsalen Mantelschlitz führt. Bei dem vorliegenden Stadium endigt dieser gemeinsame Abschnitt der rechten und linken Innenfalte schon ein ganzes Teil oberhalb der an den Mantelrand herantretenden Kiemenleisten. Durch letztere erfahren die, nach der Trennung beiderseits ununterbrochen fortlaufenden Innenfalten eine kleine Auslenkung nach hinten. Unterhalb dieser Stelle treten nun auf den Innenfalten die ersten Anzeichen der Siphonenanlage (Atemsipho) auf. Auf Schnitten machen sie sich als eine Erhöhung des Epithels, als eine Anreicherung mesenchymatischen Gewebes unter diesem Epithel bemerkbar.

Bei einer *Anodonta piscinalis* von 5,7 mm Länge hatte bereits, die oben angedeutete Verlagerung des dorsalen Mantelschlitzes und der Brücke der Innenfalten auf den Schloßrand stattgefunden. Oberhalb jener Brücke wurde deutlich die in der Anatomie des ausgewachsenen Tieres mit »dorsale Mantelrinne« bezeichnete Rinne sichtbar. Eine weitgehende Differenzierung hatten die Anlagen des Atemsipho erfahren. Fünf bis sechs kleine, papillenförmige Erhebungen erhoben sich auf dem Rand der Innenfalten, während die Basis der Anlagen reich von Bindegewebe, Muskeln und Nerven durchzogen war. Oberhalb der Kiemenleisten zeigte das Außenepithel der Innenfalten eine leichte Neigung zur Faltenbildung, was ich mit der Anlage des Aftersiphos in Zusammenhang bringe.

Im dorsalen Mantelschlitz einer 7,7 mm langen *Unio* war deutlich zweierlei Epithel auf den Mittelfalten angelegt. Dem Schloßrand zugewandt, bestand es aus hohen Zellen mit langen Kernen, wie ich sie sonst nur von den Hautsinnesorganen der jungen Muscheln kenne.

3. Kiemen.

Bei dem besonderen Interesse, das die Entwicklung der Lamellibranchierkieme heute vom systematischen und morphologischen Gesichtspunkt aus besitzt, möchte es geboten erscheinen von vornherein die gesamte Literatur zu berücksichtigen. Dies ist aber unlängst erst in ausführlicher Weise von Wasserloos in seiner Arbeit über »Die Entwicklung der Kiemen bei *Cyclas cornea* und andern Acephalen des süßen Wassers« (Nr. 109) geschehen, so daß ich mich hier nur auf das Wichtigste zu beschränken brauche.

Wir unterscheiden gegenwärtig zwei Haupttypen der Kiemen-

anlage, den Papillen- und den Faltentypus. Ersterer wurde zuerst von LACAZE-DUTHIERS 1855 für *Mytilus* beschrieben, letzterer besonders von ZIEGLER (1885), WASSERLOOS (1911) bei *Cyclas cornea* verfolgt, nachdem schon HATSCHECK (1880) ihn bei *Teredo navalis* in seinen Hauptzügen — sekundäre Durchfensterung einer ursprünglichen Falte — erkannt hatte.

Anodonta wurde schon frühzeitig als eine zum Papillentypus gehörige Form erkannt. Sehen wir ab von den vergeblichen Versuchen QUATREFAGES (Nr. 46) und CARUS (Nr. 9), die Kiemen im Glochidium aufzufinden, so muß LEUCKART (1849 [Nr. 40]) das Verdienst zugesprochen werden, in den Rändern der seitlichen Gruben die früheste Anlage der Najadenkieme richtig erkannt zu haben. Erst durch die in dieser Arbeit so oft erwähnten Untersuchungen von BRAUN, SCHIERHOLZ, SCHMIDT und HARMS wurden dann nacheinander der Vollständigkeit des Materials entsprechende Mitteilungen über die frühe Ausbildung der inneren Kieme in Form von Papillen bekannt. HARMS bemerkte bei seinen ältesten Stadien eine leichte Einbiegung der Papillenenden nach innen und bringt diese Erscheinung mit dem Zustandekommen der inneren Lamelle der inneren Kieme in Verbindung. WASSERLOOS, dessen Zuchten größtenteils fehlschlugen, gelang es nicht, über diese Ergebnisse hinauszukommen. Angesichts der Einmütigkeit der Beobachtungen der bisher zitierten Untersucher müssen umsomehr die Ergebnisse VOINEAS (Nr. 55) in Erstaunen versetzen, der 1892 in einer Arbeit »Die Entwicklung der Kiemen der Najaden«, letztere mit *Cyclas* und *Teredo* dem Faltentypus zurechnet. Wie VOINEA selbst hervorhebt, hat er während seiner Untersuchungen sehr unter Materialmangel zu leiden gehabt. Zunächst fehlten ihm infolge unglücklich verlaufener Zuchten die jungen Najaden, an denen er das Zustandekommen der inneren Lamelle der inneren Kieme hätte verfolgen können. (Dennoch hat er, wie eine wenig genaue Zeichnung beweist, als erster ein Stadium mit 22 Papillen besessen.) Das Material für das Studium der Entwicklung der äußeren Kieme bestand aus im Freien gefundenen Exemplaren von etwa 1 cm Länge. Nach den eignen Beobachtungen ist es nicht verständlich, wie er daran die beschriebenen Vorgänge verfolgen, und vor allem seine gewagten Schlußfolgerungen aufstellen konnte. VOINEAS Arbeit ist aber meines Wissens bisher die einzige, welche überhaupt über die Entwicklung der äußeren Kieme der Najaden berichtet und darum wird im Folgenden noch mehrfach darauf zurückzukommen sein.

In Totalfig. 22, S. 30 sind die Ränder der seitlichen Gruben sicht-

bar. Auf ihnen erhebt sich schon in den ersten Tagen des parasitischen Lebens von hinten nach vorn fortschreitend eine feine Falte (*kf*).Fig. 28, aus der die innere Kieme ihren Ursprung nimmt. Fig. 45 (*kf*) zeigt sie uns im Querschnitt zu beiden Seiten als kleine wallartige Erhebungen auf dem Grund der erweiterten seitlichen Gruben. Die weitere Ausbildung ist zunächst aus den Totalbildern Fig. 29, S. 51; Fig. 30, S. 52; Fig. 31, S. 54 ersichtlich. In Fig. 29, S. 51 ist die Falte breiter geworden, auch hat sie sich nach vorn zu wulstartig erhöht. Diese vordersten Spitzen stellen die beiden ersten Papillen (kp_1) dar. Nunmehr tritt auch auf dem hinteren Abschnitt der Leiste ein verstärktes Wachstum ein, dessen Endresultat das zweite Papillenpaar (kp_2.) Fig. 30 [S. 52]) an einer 15 Tage parasitierenden Larve erkennen läßt. Das vordere Papillenpaar ist dabei etwas nach vorn zum Haken vorgerückt. Bei näherer Betrachtung des hinteren Abschnittes der linken zweiten Papille, bemerkt man, daß durch die Einschnürung die dritte Papille bereits vorgebildet ist. In Fig. 31, S. 54 haben sich die Verhältnisse schon erheblich geändert. Es ist nicht allein das dritte Papillenpaar in der Entwicklung weit gefördert, sondern auf dem hintersten Abschnitt der Leiste ist auch das vierte Paar in der Anlage vorhanden. Weitere Papillen kommen während der parasitischen Periode nicht zur Ausbildung. Die Papillen, welche bisher noch knöpfchenartig der Leiste aufsaßen — man vgl. Schnittfig. 65, S. 101 bei der (kp_1) getroffen ist — treten nun bis zum Ende des Parasitismus in eine Phase des Längenwachstums ein. Die Fig. 32, S. 55; Fig. 33, S. 56 geben davon Zeugnis. Es sei besonders auf die breite abgeplattete Gestalt der Papillen aufmerksam gemacht. Fig. 65, S. 101 und Fig. 83, S. 129 lassen histologische Einzelheiten in ihrem Aufbau erkennen. Während Fig. 65, das vorderste Papillenpaar (kp_1) im Schrägschnitt zeigt, ist in Fig. 84, das dritte genau in der Länge getroffen. Ein gleichmäßig cylindrisches Epithel, das auf diesem Stadium noch sehr dem des jungen definitiven Mantels gleicht, umschließt Teile der primären Leibeshöhle, die mit in die junge Anlage hineingezogen sind. Voinea hielt dieses Lumen für den im Entstehen begriffenen interlamellären Hohlraum der inneren Kieme des erwachsenen Tieres, eine Ansicht, die, wie wir noch weiter hinten sehen werden, unhaltbar ist. Außer einigen Phagocyten (*ph*) sind Elemente des Mesenchyms kaum sichtbar.

Vom Beginn des freien Lebens an, spielen sich in der weiteren Entwicklung der inneren Kieme zwei Vorgänge gleichzeitig nebeneinander ab. Einmal tritt eine rasche Vermehrung der Papillen ein, derart, daß sie hinten auf der Kiemenleiste neu entstehen und nach vorn hin

aufrücken. Anderseits vollzieht sich an den ältesten Papillen die äußere und innere Umwandlung in die Filamente. Beide Vorgänge werden veranschaulicht durch Fig. 34, S. 58, wenn man daran die Papillen dem Alter nach von hinten nach vorn verfolgt. Neun Paar Papillen sind bereits sichtbar, das neunte, jüngste, eben erst in der Anlage. An den älteren läßt sich deutlich ein nach außen gekehrtes Stützgerüst und ein an der Innenseite verlaufendes, zartes Häutchen beobachten. Wasserloos hat in seiner Fig. 22, Taf. VII (Nr. 109) bereits einen Querschnitt durch gleichaltrige Papillen einer jungen *Anodonta* gegeben.

Fig. 47.
Drei in Umkehr begriffene Papillen der inneren Kieme. (Aus einem Frontalschnitt durch eine junge Muschel.) *mem*, Membran; *kp*, Kiemenpapillen; *iik*, interlamellarer Raum der inneren Kieme. Vergr. 467 : 1.

Die Basis der beiderseitigen jungen Anlagen der inneren Kieme hat auf diesem Stadium eine bemerkenswerte Lage zur Hauptachse. Infolge der geringen Ausbildung des hinteren Körperabschnittes steht sie fast genau dorsoventral, d. h. senkrecht zur Hauptachse. Mit der nun einsetzenden Ausbildung der hinteren Körperregion erlangt sie dann später immer mehr ihre von hinten nach vorn gerichtete endgültige Lage. Die Kiemenleisten ziehen sich zu beiden Seiten des Mantels hin, im Wachstum mit ihm gleichen Schritt haltend. Dabei verlassen sie allmählich den engen Winkel zwischen Mantel und Rumpf und wenden sich schräg ventral nach hinten frei in den Mantelraum, wodurch aufs beste der enge ontogenetische Zusammenhang von Mantel und Kiemen veranschaulicht wird. (Letztere sind ursprünglich nur Falten, die aus dem inneren Mantelblatt hervorgehen.) Dieses Verhalten ist noch klarer aus Fig. 35, S. 60 zu ersehen. Hier ist die Herz-, Pericard- und Nierenregion schon weit in der Entwicklung vorgeschritten. Das Kiemenblatt zählt bereits 24 Papillen, weist aber noch andre wesentliche Fortschritte in der Entwicklung auf. Die ventralen Enden der Papillen, die schon in Fig. 34, S. 58 zum Teil eine Verdickung aufwiesen, sind seitlich miteinander verschmolzen und biegen sich gleichzeitig nach innen um. Damit ist die

Anlage der äußeren Lamelle der inneren Kieme vollendet und zugleich die der inneren Lamelle auf der ganzen Linie vorgebildet.

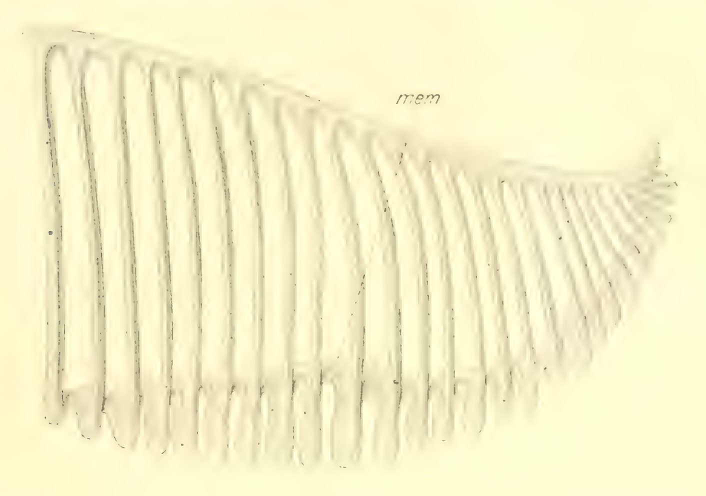


Fig. 48.
Totalansicht der linken inneren Kieme kurz nach dem Verschmelzen der Papillenköpfchen und der beginnenden Reflektion. Vergr. 55 : 1.



Fig. 49.
Die Umbiegungsstelle an den Köpfchen zweier korrespondierender Papillen der äußeren Lamelle der inneren Kieme. (Aus einem Querschnitt durch eine junge Muschel.) *m*, Mantel; *ds*, definitive Schale; *iik*, interlamellarer Raum der inneren Kieme. Vergr. 417 : 1.



Fig. 50.

Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer 5,7 mm langen *Anodonta piscinalis*. Reflektion der äußeren Lamelle der inneren Kieme *ik*, Anlage der äußeren Kieme *äk*. *l*, Ligament; *lep*, Ligamentepithel; *mr*, Mantelrand; *äh*, *ih*, äußere bzw. innere Herzwand; *ed*, Enddarm; *vh*, Vorhof; *n*, Niere; *hr*, hinterer Retractor.

Es kommt nun an der Umbiegungskante jederseits zur Bildung einer feinen schmalen Membran, welche oberhalb der verschmolzenen Papillenköpfchen die gesamten Papillen mit einander verbindet. In Fig. 48, S. 79 ist dies in der Aufsicht zu sehen, während es Fig. 47, S. 78 links auf einem Schnitt, der quer durch die Spitzen dreier verschmolzener Papillen geführt ist, zeigt; *iik* stellt den in der Anlage begriffenen interlamellaren Raum der inneren Kieme dar. Man beachte auch in Fig. 47, S. 78 die Histologie der Papillen. Nunmehr verwachsen im weiteren Verlauf der Entwicklung auch die Membranen der rechten und linken inneren Kieme miteinander, ausgenommen an der Strecke, wo der Fuß die Berührung verhindert. Durch diesen wichtigen Prozeß wird die Bildung des Kloakenraumes eingeleitet. Jetzt erst beginnt die eigentliche Ausbildung der inneren Lamelle. Eigenartiger Weise kommt es nicht zur Anlage einer soliden Lamelle, die sich dann sekundär durchfenstert, sondern zunächst zur Bildung der getrennten Segmente. Wie Fig. 48, S. 79 zeigt, verläuft dieser Vorgang in der Mitte am schnellsten. Er findet in der Weise statt,

daß die einzelnen Papillen mit dem subfilamentären Gewebe (WASSERLOOS) eine direkte Reflexion erfahren. Das mögen Fig. 49, S. 79; Fig. 50 und Fig. 69, S. 105 bezeugen. Dabei bleiben zwar die Spitzen der reflektierten Papillen durch die schmale Membran untereinander verbunden. Letztere verbreitert sich aber nicht, sondern wird einfach von den wachsenden reflektierten Papillen mit hoch gehoben, ebenso infolgedessen auch die Brücke, welche, wie wir nun sagen können, die inneren Lamellen der rechten und linken inneren Kieme verbindet. Fig. 50, S. 80, die einen Querschnitt durch die Kiemenregion einer 5,7 mm langen *A. piscinalis* darstellt, kann diesen Vorgang am besten veranschaulichen. Der Schnitt ist zwar schräg durch die Segmente geführt, zeigt aber gerade deshalb in seinem oberen Abschnitt einfache Querschnitte durch die Papillen und im unteren die Umkehrstellen fast im Längsschnitt, deutlich den Übergang sowohl der Stützzellen als auch des subfilamentären Gewebes von der äußeren zur inneren Lamelle aufweisend. Über den Spitzen der reflektierten Papillen ist die durch Verwachsung der beiderseitigen Membranen entstandene Brücke getroffen. Bei der 5,7 mm langen *Anodonta*, ebensowenig wie bei einer 7,7 mm langen *Unio* (vgl. Fig. 69, S. 105), war noch keine Spur intersegmentaler Brücken vorhanden. Lediglich durch eine Kreuzung der Flimmerbürsten der einzelnen Segmente kommt ein lockerer Zusammenhang zustande. Dagegen war die beginnende Verwachsung entsprechender Filamente der äußeren und inneren Lamelle schon zu beobachten. Die Bildung der interlamellären Brücken vollzieht sich von unten nach oben fortschreitend. Vielleicht hängt damit auch zu dieser Zeit das Auftreten einer rillenförmigen Vertiefung (Fig. 50, S. 80) an den Umkehrstellen zusammen. Die weitere Umgestaltung der Blätter der inneren Kieme, insbesondere die Bildung der zahlreichen Segmente und das Zustandekommen des komplizierten Gitterwerks durch die intersegmentalen Brücken, konnte vorderhand aus Mangel an passenden Stadien nicht weiter verfolgt werden. Es sei jedoch noch darauf aufmerksam gemacht, daß an der Strecke, wo der Fuß ein Verschmelzen der rechten und linken aufsteigenden Lamelle der inneren Kieme verhindert, später der offene Abschnitt des inneren Kiemenganges gelegen ist. Somit findet jene auffallende Tatsache aus der Anatomie der erwachsenen *Anodonta*, in der Ontogenie ihre Erklärung.

Über die Ausbildung der äußeren Kieme bei *Anodonta* hat bisher, wie schon weiter vorne angedeutet wurde, nur VOINEA (Nr. 55) Angaben gemacht. Er benutzte Tiere von 1 cm Länge, löste zur Unter-

suchung die äußere Kieme ab, betrachtete sie zunächst in Nelkenöl und fertigte später Quer- und Sagittalschnitte durch dieselbe an. Die äußere Kieme stellte nach seinen Angaben auf diesem Stadium einen Strang dar, der sich parallel zur Basis der inneren Kieme hinzieht, vorn 1 mm, in der Mitte höchstens 2—3 mm breit war. Indem er seine Schnitte von vorn nach hinten musterte, beschreibt er Nr. 55, S. 35ff., (Fig. 7—17) die Entwicklung der Kieme kurz zusammengefaßt etwa folgendermaßen:

1. Die äußere Kieme entsteht aus einem epithelialen Vorsprung der inneren Mantelwand, »seitlich von der Basis und gegenüber dem Anheftungspunkt des inneren Kiemenblattes« (Nr. 55, Fig. VII, VIII).

2. Durch Einstülpung des Epithels des Vorsprungs kommt die Bildung eines Hohlraums zustande, der das Ganze in ein aus zwei Lamellen bestehendes Blatt verwandelt (Fig. IX—XVI).

3. Die beiden Lamellen erleiden eine Durchfensterung und bilden dann die Filamente aus.

Leider war das Material bei den vorliegenden Beobachtungen über die frühe Entwicklung der äußeren Kieme auch nur ein sehr beschränktes. Es bestand in der Hauptsache nur aus vier jungen Unionen, darunten zwei Anodonten (Nr. 1, 2 der Tabelle S. 47). Dies ist um so bedauerlicher, da meine Ergebnisse wesentlich von denen VOINEAS abweichen.

Zunächst sei festgestellt, daß die früheste Anlage der äußeren Kieme sich auf einem Stadium vollzieht, das zwischen 3,13 und 5,7 mm Länge, bzw. 2,14 und 3,4 mm Höhe sich befinden muß. Auf dem jüngeren war noch keinerlei Spur von der äußeren Kieme zu entdecken, während auf dem älteren sowohl die innere als auch die äußere Lamelle der äußeren Kieme sich bereits angelegt fanden. (Demnach werden auch die Angaben von SCHIERHOLZ hinfällig, nach denen bei *Anodonta* erst im zweiten und dritten, bei *Unio* im dritten und vierten Jahre die äußeren Kiemen zur Ausbildung gelangen sollen.) In der Aufsicht bestanden die äußeren Kiemen des älteren Tieres scheinbar aus einer einheitlichen Reihe von Papillen, die im vordersten und hintersten Drittel der ganzen Anlage ihre größte Länge erreichten. Bei genauerer Untersuchung auf Querschnitten stellte es sich jedoch heraus, daß die Verhältnisse schon weit komplizierter lagen. Fig. 51, S. 83 zeigt eine einzelne Papille, die an der Grenzlinie von Mantel und innerer Kieme an der Fußseite entspringt, sich zunächst ventralwärts erstreckt, dann aber in einem scharfen Winkel nach oben umbiegt und mit der äußersten Kuppe den Mantel berührt. Das gleiche Bild wiederholte sich bei

allen übrigen Papillen (Segmenten), sodaß in Wirklichkeit schon beide Blätter der äußeren Kieme in Gestalt der einzelnen Segmente angelegt waren. Intersegmentale Verbindungen konnten noch nicht festgestellt werden. In diesem Verhalten gleicht die äußere Kieme ganz der inneren, nur findet hier die Umbiegung der Papillen nach außen und auf einem viel früheren Stadium statt.

Wie hat man sich die vorhergehende Entwicklung zu denken? Aller Wahrscheinlichkeit nach sind, wie bei der Anlage der inneren Kieme, aus einer Leiste Papillen hervorgesprossen, die zunächst in ventraler Richtung wuchsen. Dann aber, nachdem sie eine ungefähre Länge von 0,073 mm erreicht hatten, wandten sie sich in einem scharfen Winkel dorsalwärts gegen die Mantelfalte. So kommt bei der äußeren Kieme weit früher als bei der inneren der Interlamellarraum (Fig. 51 [*iäk*]) zustande. Dieser Modus scheint mir dem ganzen Befund nach für die Unioniden weit wahrscheinlicher zu sein, als etwa der von Wasserloos für die äußere Kieme von *Cyclas* beschriebene. Die Bildung einer primären Falte halte ich dabei von vornherein für vollständig ausgeschlossen, nur bleibe noch unentschieden, ob nicht die Umbiegung der Papillen in einer ähnlichen Weise verläuft, wie sie Wasserloos für die ganze Falte schildert. Aber auch das halte ich nicht für wahrscheinlich, weil bei den Papillen des Stadiums der Fig. 51, wohl eine Umbiegung aber noch keine oder aber nur sehr geringe Verschmelzung der äußersten Kuppen mit dem Mantel stattgefunden hat. Einen endgültigen Aufschluß können wir aber erst erwarten, wenn glückliche Funde das erforderliche Material liefern.

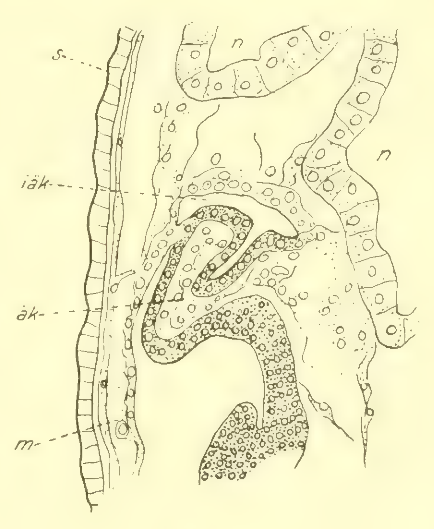


Fig. 51.
Anlage der äußeren Kieme. Die eben gebildete Papille *äk* ist bereits nach außen reflektiert und mit dem Mantel *m* verschmolzen. *iäk*, interlamellarer Raum der äußeren Kieme; *n*, Niere. Vergr. 500 : 1.

Daß im Verlauf der weiteren Entwicklung eine Verschmelzung der nach außen reflektierten Lamelle mit dem Mantel wirklich stattfindet, bewiesen sowohl Querschnitte durch eine 7,7 mm lange *Unio* als auch eine 10 mm lange *A. piscinalis*. An ersterer waren außerdem schon

Intersegmentarverbindungen zu finden. (Nach der weit vorgeschrittenen Ausbildung der äußeren Kieme dieser junge *Unio* zu schließen, scheint die Anlage derselben bei *Unio* früher einzusetzen als bei *Anodonta*.)

Bei letzterer traten solche Brücken bereits weit häufiger auf, vor allem in der Nähe der Umbiegungskante. Es sei zum Schluß noch auf schematische Darstellung der Kiemenentwicklung in Fig. 102, S. 162 verwiesen, wo in groben Zügen die ganzen Ergebnisse in fünf Stadien wiedergegeben sind.

Mit Rücksicht auf die vergleichende Entwicklungsgeschichte ist es interessant, eine weitgehende Übereinstimmung der frühen Kiemenentwicklung von *Anodonta* mit der von *Mytilus* zu konstatieren. Für *Mytilus* war die Lamellenbildung aus Papillen, die Umkehr der Lamellen bei beiden Kiemen schon seit den Untersuchungen von LACAZE-DUTHIERS (1856) recht genau bekannt. Die neuere Arbeit von RICE (Nr. 90, 1908) führte, außer einer neuen Beobachtung über die spätere Papillenbildung (aus einer ursprünglich einheitlichen Papille soll durch vertikale Aufteilung je eine der inneren und äußeren Kieme entstehen), zu ganz denselben Resultaten. Bilder, wie sie RICE in seinen Fig. 1 und 3 (Nr. 90, S. 66, 68) gibt, könnten auch für *Anodonta* gelten, wobei allerdings dahingestellt sein möge, ob bei *Anodonta* die hintersten Papillen auf die gleiche Weise entstehen.

4. Fuß und Byssusdrüse.

Da bereits vorn in der Übersicht eingehender die Entwicklung der äußeren Form des Fußes berücksichtigt, und im biologischen Abschnitt seiner großen Bedeutung für die junge Muschel gedacht wurde, soll hier nur kurz auf den inneren Bau des wichtigen Organs eingegangen werden. Das Nervensystem und die Sinnesorgane, die aus dem Ectoderm der jungen Fußanlage hervorgehen, sollen weiter hinten noch ausführlicher behandelt werden, ebenso die großen Züge der Körpermuskulatur, die in den Fuß eindringen und ihm in der Jugend die große Beweglichkeit verleihen. So bliebe zur Betrachtung noch das Mesenchym und die »Byssusdrüse« übrig.

MEISENHEIMER hat für *Dreissensia* (Nr. 81, S. 67) das gesamte Mesenchym des Fußes vom Ectoderm abgeleitet, was er schon bei *Limax maximus* vorher wahrscheinlich gemacht hatte. HARMS gibt (Nr. 25, S. 346) an, daß bei jungen Anodonten das im hinteren Fußabschnitt gelegene bindegewebige Mesenchym vorn aus dem Mesoderm (zweiter Somatoblast?) stamme, für die kontraktilen Fasern im vorderen Teile des Fußes hält er eine ectodermale Entstehung für möglich.

Die Bildung des Mesenchyms habe ich nicht besonders verfolgt, dennoch möchte ich mit einem Hinweis auf die vorliegenden Schnittbilder an eine Einwanderung freier Mesenchymzellen aus dem Ectoderm in weitgehendem Maße glauben. Eine erste Phase starker Einwanderung dürfte kurz vor dem Verlassen der Cyste bei den jungen Larven stattfinden. In Fig. 71, S. 109 sieht man namentlich an der unteren Fußkante eine Reihe von Zellen in enger Berührung mit dem Fußepithel. Eine zweite Phase der Einwanderung setzt während des Wachstums der jungen Najaden ein. Fig. 74, S. 114 läßt erkennen, wie wenig Mesenchym überhaupt zu jener Zeit im Fuß vorhanden ist. Gesetzt den Fall, die wenigen (vielleicht aus dem zweiten Somatoblasten entstandenen) Mesenchymzellen würden sich fortgesetzt teilen, so würden sie kaum das umfangreiche Schwell- und Bindegewebe allein bilden können.

Byssusdrüse.

Mit der Ausbildung des Fußes ist wie bei vielen andern Lamellibranchiern so auch bei *Anodonta* die Entwicklung der Byssusdrüse aufs engste verknüpft. Dieses Organ, das außer bei *Dreissensia polymorpha* bei keiner unserer Süßwassermuscheln im ausgewachsenen Zustand mehr vorkommt, wird bei *Anodonta* im Lauf der postembryonalen Entwicklung zwar angelegt, aber es erleidet späterhin eine weitgehende Rückbildung. Da während der vorliegenden Untersuchung eine Reihe neuer Beobachtungen über diesen Gegenstand gemacht werden konnten, sei es gestattet, etwas ausführlicher als es sonst im Rahmen dieser Arbeit bei den einzelnen Organen geschieht, darauf einzugehen.

Die ältesten Angaben von Carus (Nr. 9), Quatrefages (Nr. 46), v. Siebold, Forel (Nr. 19), Flemming (Nr. 17) und Rabl (Nr. 47) über die »rudimentäre Byssusdrüse der Najaden« beziehen sich alle auf die Larvenfadendrüse der Glochidien. Erst als Braun (Nr. 1—7) mit dem Studium der parasitierenden Larven beschäftigt, auf dem kleinen Fußkegel eine trichterförmige Einstülpung feststellte, und Carrière (Nr. 63) diese als die eigentliche Byssusdrüse ansprach, erklärte man die Larvenfadendrüse für ein spezifisch larvales Gebilde, das den Parasitismus vermitteln sollte. Es ist ja an anderer Stelle schon darauf aufmerksam gemacht, daß Lillie sowie Lefevre und Curtis die Larvenfadendrüse in erster Linie als eine der Urniere der Trochophora homologe Bildung betrachten. Carrière war bei seiner Deutung der Angaben Brauns von ganz andern Beobachtungen ausgegangen. Er hatte im Fuß einer Reihe nicht byssusführender Muscheln, so auch

bei *Anodonta* und *Unio* einen kurzen, von Flimmerepithel ausgekleideten Sack aufgefunden, den er auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen als rudimentäre Byssusdrüse ansprach. Er bezeichnet das Vorkommen dieses Organs als sehr inkonstant, da er es unter drei bis vier Exemplaren nur bei einem fand. Leider findet man in Carrières Ausführungen keinerlei Angaben über Alter und Größe der untersuchten Tiere. Es sei der Vollständigkeit halber noch erwähnt, daß später J. Th. Catti (Nr. 61) und F. Schmidt (Nr. 53) das Vorkommen des Säckchens für *Anodonta* nicht bestätigen konnten.

Carrière hatte aber für *Cyclas cornea* längst in der Entwicklung einen Beweis seiner Auffassung gefunden. Durch v. Siebold, Leydig (Nr. 41) und später ausführlicher von Ziegler (Nr. 111) wurde hier die Byssusdrüse im Verlauf ihrer Entwicklung verfolgt. Sie entsteht als paarige ectodermale Anlage, stülpt sich zu einem Säckchen ein, das für eine gewisse Zeit secernierenden Charakter trägt. In der weiteren Entwicklung konnte Carrière feststellen, wie sich das Säckchen allmählich von der Fußkante ablöst, sich ins Fußinnere verlagert und dabei immer kleiner wird.

Es ist leicht verständlich, daß Carrière Brauns Beobachtungen in der *Anodonta*-Entwicklung in eben dieser Weise glaubte verwerten zu dürfen. Die Berechtigung dazu wurde durch die Angaben F. Schmidts wieder in Frage gestellt. Schmidt bestätigte Brauns Beobachtungen über die Entstehung der Einstülpung. Sie soll nicht bei allen Individuen gleich stark entwickelt sein, aber immer in zwei seitliche Aussackungen auslaufen, also eine paarige Anlage aufweisen. Im Zusammenhang mit der Einstülpung beobachtete Schmidt ferner das Auftreten einer Längsrinne an der ventralen Fußkante. Während nun die Rinne nach seiner Meinung bei den jungen Najaden erhalten blieb, glaubte er für die Einstülpung eine Abflachung feststellen zu können. S. 217 (Nr. 53) schreibt er: »Die Drüseneinstülpung . . . ist an den jungen Muscheln nach dem Verlassen des Wirtes nicht mehr zu finden«. Daß er das von Carrière beschriebene Säckchen nie beobachtete, ist schon oben erwähnt worden. In neuester Zeit hat Harms weitere Angaben über die »Byssusdrüse« gemacht. Er beschreibt sie (Nr. 25, S. 346) als »paarige ectodermale Anlage der Mittellinie . . . unmittelbar hinter den Pedalganglienanlagen entstanden«. Die Anlagen sollen aber entgegen der Ansicht Schmidts bald mächtig anwachsen und sich zu drüsigen Schläuchen entwickeln, die fast bis in die Fußspitze hineinreichen. Harms beschreibt auch eine gemeinsame Mündung der Drüsenschläuche, die durch Verwachsung an der Stelle, wo sie sich ursprünglich aus dem

Ectoderm bildeten, zustande kommen soll (s. Nr. 25, Fig. 36, 42). Er hat auch die Absonderung von schleimigen Massen und Secretfäden beobachtet.

Was nun meine eignen Beobachtungen anbetrifft, so kann ich zunächst das von Braun, Schmidt und Harms übereinstimmend beschriebene Auftreten einer kleinen trichterförmigen Einstülpung an der ventralen Fußkante bestätigen. Sie tritt schon sehr früh in der parasitären Periode auf und zeigt bei manchen Larven zwei kleine seitliche Aussackungen. Schon bald nach der Ablösung der Pedalganglien vom Ectoderm findet man beiderseits, zwischen Pedalganglien

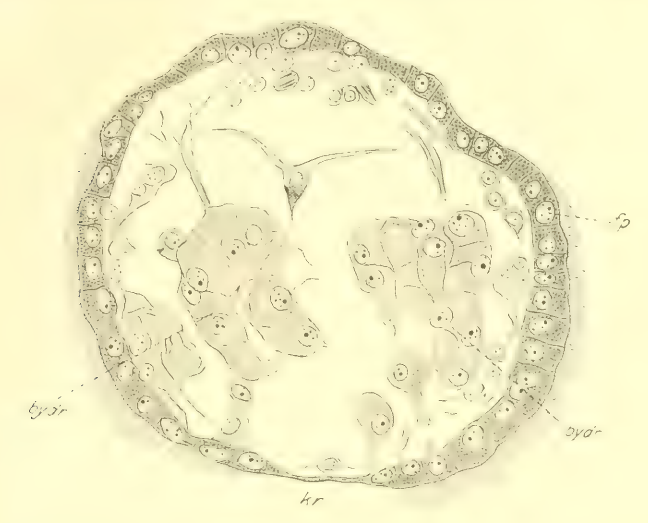


Fig. 52.

Querschnitt durch den geschwellten Fuß einer 25—30 Tage freilebenden *Anodonta cell.* *fp*, Fußepithel; *kr*, Kriechrinne; *bydr*, Flügel von Drüsenzellen (rudimentäre Byssusdrüse). Vergr. 698 : 1.

und der trichterförmigen Einstülpung, dem Fußepithel angelagert zwei kleine Gruppen von Drüsenzellen. Das gleichmäßig gekörnte Protoplasma färbt sich meist mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin auffallend gelb, während die Kerne selbst nach kräftigem Ausziehen mitunter noch tiefschwarz erscheinen. Bis zum Ende des parasitären Lebens, besonders aber nach dem Freiwerden der jungen Muschel ließ sich ein verhältnismäßig rasches Anwachsen der beiden Anlagen in zwei lang gestreckte Flügel von Drüsenzellen verfolgen, die bis in die Fußspitze hineinreichen. Wie das Anwachsen vor sich ging, ob durch Teilung der ursprünglichen Drüsenzellen oder durch Einwanderung einzelliger Drüsen zu beiden Seiten längs der Fußkante, kann nicht mit

Sicherheit angegeben werden. Es sei aber besonders darauf hingewiesen, daß die beiden Flügel durchaus den Eindruck zweier einheitlicher Gebilde machen. Das beweisen am besten die beiden Schnittfiguren 74 S. 114 und Fig. 52, S. 87. In Fig. 74, S. 114, die einen medianen Sagittalschnitt durch eine 25 Tage freilebende junge Muschel darstellt, ist ein Flügel auf seiner ganzen Erstreckung aus einem benachbarten Schnitt eingezeichnet. Die Lage der Flügel zur Fußachse geht ohne weiteres aus dem Fußquerschnitt Fig. 52, S. 87 hervor, der von einer

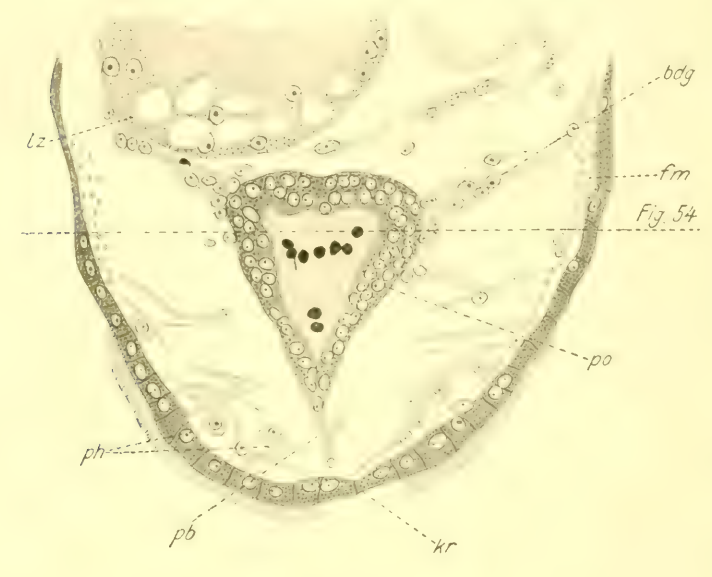


Fig. 53.

Fußkante aus einem Querschnitt durch eine 2,06 mm lange, 1,30 mm hohe *Anodonta cell.* Das Säckchen löst sich vom Fußepithel; *fm*, Fußmuskulatur; *kr*, Kriechrinne; *bdg*, Bindegewebsfibrillen; *pb*, Plasmabrücke; *po*, Polster des Säckchens; *lz*, Leberzellen; *ph*, Phagocyten. Vergr. 400 : 1.

gleichaltrigen Najade entnommen ist. An feinen Bindegewebsfibrillen (*bdg*) frei im Fuß aufgehängt, senden die Flügel eine Menge feiner, zipfelförmiger Ausläufer Fig. 74 (*zf*) zur Fußsohle. Eigenartig ist die in Fig. 52, S. 87 namentlich beim linken Flügel zum Ausdruck kommende Umfaltung. Jedenfalls handelt es sich in diesem Alter nicht mehr um einschichtige Flügel von Drüsenzellen, sondern um zwei kompakte Stränge.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß das soeben in seiner Entwicklung beschriebene drüsige Organ mit der bei Harms aus einer paarigen Anlage abgeleiteten »Byssusdrüse« identisch ist. Zwar konnte ich eine

Verwachsung der beiden Flügel zum Zweck einer gemeinsamen Ausmündung nicht feststellen. Im übrigen stimmten meine Beobachtungen so sehr mit HARMS Ergebnissen überein, daß ich beim Studium älterer Stadien, die HARMS nicht zu Gebote standen, sehr erstaunt war, das Auftreten eines neuen unpaaren Organs auf der Mittellinie des Fußes, an der Stelle der ehemaligen trichterförmigen Einstülpung zu bemerken.

Von der Einstülpung aus war schon während des parasitischen Lebens, mehr noch aber bei den jungen Najaden die feine Kriechrinne zur Ausbildung gelangt. Fig. 33, S. 56 und Fig. 34, 35 *kr*, S. 58, 60 zeigen sie am Totalbild, während Fig. 65, S. 101, Fig. 66, S. 102, Fig. 53 *kr*, S. 88 sie auch im Querschnitt erkennen lassen. Nie fanden sich auf dem Epithel der Rinne Wimpern vor, die sonst den ganzen Fuß bedecken. Trotz der weiteren Vertiefung der Rinne gibt aber die ursprüngliche Einstülpung ihren selbständigen Charakter nicht auf, sie wird vielmehr immer stärker und bildet schließlich ein kleines einschichtiges Säckchen, wie es auf dem Sagittalschnitt in Fig. 74 *byh*, S. 114 dargestellt ist. Dieser Schnitt entspricht ungefähr dem in Totalfig. 34, S. 58 abgebildeten Stadium, wo das Säckchen auch hervortritt. In der Folgezeit schließt sich jedoch die Öffnung des Säckchens immer mehr, es schnürt sich vom Fußepithel ab und wandert, nun blindgeschlossen, in Richtung auf das Pedalganglion ins Fußinnere hinein. Querschnitt Fig. 53, S. 88, der von einer 2,06 mm langen und 1,3 mm hohen jungen Muschel stammt, zeigt das eben in Ablösung begriffene Säckchen. Im oberen Teil an Bindegewebsfibrillen (*bdg*) aufgehängt, ist es mit dem Fußepithel nur noch durch eine feine Plasmabrücke (*pb*) verbunden. Es fällt ferner, besonders im oberen Teil, eine starke Kernvermehrung (*po*) und eine beginnende Längsstreckung des ganzen Säckchens ins Auge. Im Innern befinden sich feine Secretstränge und darin eine Reihe sehr dunkel gefärbter Gebilde, die ich bisher nicht zu deuten vermochte. Fig. 54, einem Frontalschnitt der Muschel entnommen, hat das Säckchen im oberen Abschnitt quer getroffen, wie es auch durch die Linie in Fig. 53, S. 88 angedeutet ist.

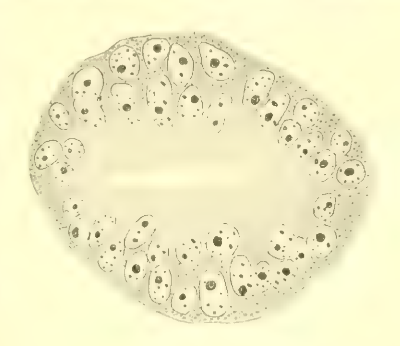


Fig. 54.
Querschnitt durch den oberen Abschnitt des Säckchens eines gleichen Stadiums wie in Fig. 53. Vergr. 777 : 1.

Das Säckchen erscheint zweischichtig und in Richtung von vorn nach hinten (auf die Muschel bezogen) abgeplattet.

Ohne im einzelnen das weitere Schicksal des wandernden Säckchens von Stufe zu Stufe zu verfolgen, es sei nur auf Totalfig. 34 *byh*, S. 58 verwiesen, seien noch die Befunde an Sagittalschnitten durch einige ältere Muscheln wiedergegeben.

Fig. 55, zeigt das Organ einer nahezu 2 cm langen *Anodonta* im Ausschnitt. Das Säckchen, das noch näher in die Nachbarschaft des Pedalganglions vorgerückt war, hat bedeutend an Länge zugenommen und läßt deutlich drei Abschnitte erkennen. (Länge des Säckchens bei einer 7.8 mm langen, 4.7 mm hohen *Unio* 0.270 mm.) Der vordere und

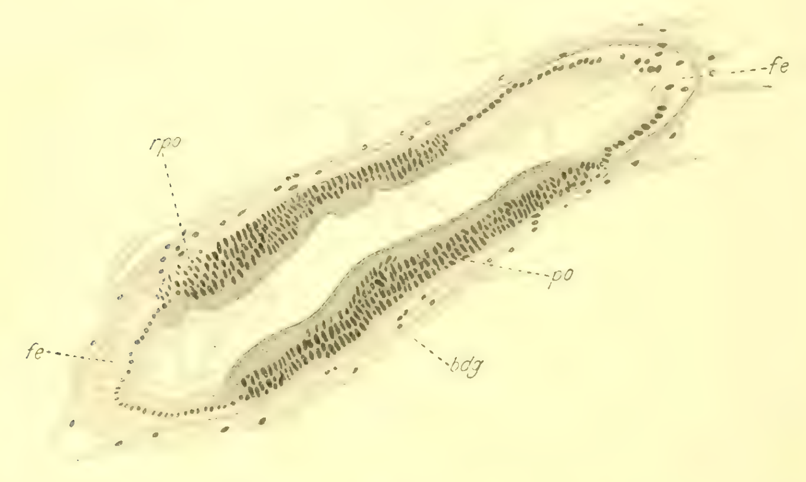


Fig. 55.
Sagittalschnitt durch das Säckchen einer etwa 1½ cm langen *Anodonta pisc.* *rpo*, runde Kerne des Polsters; *fl*, Flimmerepithel des Säckchens. Vergr. 214 : 1.

hintere, ursprünglich obere und untere Teil, (es findet im Lauf der Wanderung eine Neigung des Säckchens um die Horizontale statt) ist mit Flimmerepithel ausgekleidet. Die Flimmerzellen im hinteren Abschnitt sind in Fig. 56, S. 91 noch einmal bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. In der Mitte ist das Säckchen von einem dichten, etwas nach innen vorspringenden Zellpolster (*po*) ausgekleidet. Die Kerne sind meist langgestreckt, zwischendurch finden sich aber auch die einfachen runden (*rpo*), wie sie in den Flimmerzellen zu sehen sind. Im Hohlraum des Säckchens sind wieder Spuren eines Secrets zu erkennen. Druch das eigenartige Verhalten des Säckchens aufmerksam geworden, suchte ich irgendwelche nervöse Elemente aufzufinden. Meine Über-

raschung war dennoch groß, als ich zunächst bei einer 7,8 mm langen, 4,7 mm hohen *Unio*, später auch bei verschiedenen kleinen Anodonten eine direkte Beziehung des Säckchens zum Pedalganglion auffand. Fig. 57, zeigt meinen Befund an der kleinen *Unio*. Das rings in lakunäres Bindegewebe eingebettete Säckchen empfängt vom Pedalganglion aus einen starken Nerven. Wie die Strahlen eines Lichtkegels verteilen sich seine feinen Fasern auf der ganzen vorderen Kuppe. Vor der Hand sind diese Befunde noch nicht am ausgewachsenen Tier bestätigt. Ich zweifle jedoch nicht, daß auch hier das Säckchen vorkommt und in Beziehung zum Nervensystem tritt. Wahrscheinlich kommt für die Innervierung der von Splittstösser (Nr. 102) als nervus pedalis 4 bezeichnete Nerv in Betracht, der, wie

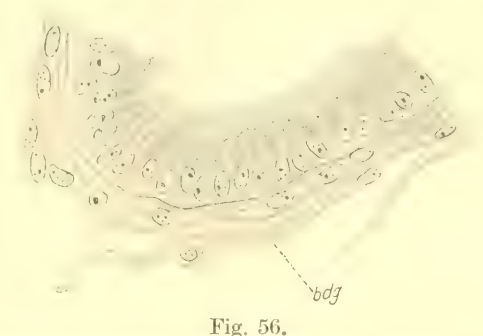


Fig. 56.
Flimmerepithel des Säckchens bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 698 : 1.



Fig. 57.
Ausschnitt aus einem Sagittalschnitt durch eine 7,8 mm lange, 4,7 mm hohe *Unio* spec.?. Das Säckchen *byh* wird vom Pedalganglien aus innerviert. np_{1-4}, Nervus pedalis *1—4*. (Länge des Säckchens 0,195 mm.) Vergr. 68 : 1.

ein Vergleich mit marinen, byssusführenden Formen ergibt, dort die Byssusretraktoren versorgt (List, Nr. 118).

Es liegt auf der Hand, daß das soeben in den verschiedenen Stadien seiner Entwicklung verfolgte Säckchen dasselbe ist, welches schon

Carrière — wie wir weiter oben sahen — im Fuß von *Anodonta* und *Unio* auffand. Jetzt kennen wir auch seine wirkliche Ableitung, die in der Tat eine ganz ähnliche ist, wie sie Carrière schon für *Cyclas cornea* beschrieb und hier mit Recht als einen ontogenetischen Beweis für seine Deutung der Befunde am ausgewachsenen Tier anführte.

Aber bei *Anodonta* haben wir im Verlauf der Ontogenese zwei zeitlich gesonderte ectodermale Anlagen beschrieben, einmal die von den bisherigen Beobachtern allein erkannten Flügel von Drüsenzellen und das Säckchen. Es erhebt sich daher notwendigerweise die Frage, ob das Säckchen mit den Drüsenschläuchen in irgend einem Zusammenhang steht, ob und welche Beziehung beide Teile zum rudimentären Byssusorgan besitzen.

Schon Carrière unterschied am ausgebildeten Byssusapparat, die in den vorderen Fuß eingelagerte Spinn- oder Byssusdrüse, die Rinne und die Byssushöhle mit den Byssusflächen. Er fand, was neuerdings in einer ausführlichen Arbeit Seydels (Nr. 94) bestätigt wurde, daß das gesamte Epithel der Byssushöhle und -fächer nirgends drüsigen Charakter zeigt, sondern in den überaus meisten Fällen als Flimmerepithel ausgebildet ist. Seydel erweiterte unsre Kenntnis von der Spinndrüse noch dahin, daß wir es nicht mit einem einheitlichen Organ zu tun haben, denn er unterscheidet nach Lage und Struktur nicht weniger als sieben verschiedene Arten von Drüsenzellen.

Aus der Entwicklungsgeschichte der byssustragenden Lamellibranchier ist mir kein Beispiel in der Literatur bekannt, wo die einzelnen Abschnitte des Organs hergeleitet werden. Meisenheimer (Nr. 84) beschreibt für *Dreissensia* die Anlage des Byssusorgans als eine einfache grubenförmige Einsenkung des Ectoderms, die später einen umfangreichen Schlauch bilden soll. Für byssuslose Formen haben in neuerer Zeit Drew (Nr. 66, 67) für *Yoldia* und *Nucula*, Sigerfoos (Nr. 96) für *Xylotrya* die Anlage einer kleinen Einstülpung als »rudimentäre Byssusdrüse« beschrieben. Es ist leicht ersichtlich, daß es sich hier in den Angaben überall um eine dem eingestülpten Säckchen bei *Anodonta* homologe Bildung handelt. Im Vergleich mit dem ausgebildeten Byssusorgan bin ich geneigt, diesen Teil als ein Homologon der **Byssushöhle** aufzufassen.

Allein Ziegler (Nr. 111, S. 548) beschreibt für das rudimentäre Byssusorgan von *Cyclas* über und neben dem Säckchen Haufen von Drüsenzellen. Er sagt: ». . . es sind Drüsenzellen, die ohne Zweifel aus Epithelzellen entstanden sind«, und weiter: ». . . sie entsprechen nach Lage und Aussehen den Drüsenzellen, welche Carrière an den

Byssusdrüsen andrer Lamellibranchier beobachtet hat«. — Ob die Flügel von Drüsenzellen der jungen Anodonten in diesem Sinne als Rudimente der Spinn- oder Byssusdrüsen aufzufassen sind, bleibe vorerst noch unentschieden. Obwohl sie rein äußerlich große Ähnlichkeit mit den echten Byssusdrüsen aufweisen, mahnt doch zweierlei in der Deutung zur Vorsicht. Einmal wissen wir nicht, welcher von den sieben Arten Drüsenzellen, die SEYDEL aufführt, die Drüsen der Flügel homolog zu setzen wären. Anderseits deutet das Verhalten der Flügel in der späteren Entwicklung — sie wachsen ohne jeden Zusammenhang mit dem Säckchen zu mächtigen, noch lange paarig erscheinenden Drüsenpolstern im Schwellgewebe der Fußkante aus — daraufhin, daß wir es hier mit den von SEYDEL als subepitheliale Mucindrüsen bezeichneten Organen zu tun haben, »die keinerlei Anteil am Aufbau des Byssus nehmen«, sondern die der Reibung ausgesetzten Teile der Fußkante mit Schleim versorgen.

Hinsichtlich der engen Beziehungen des abgeschnürten Säckchens zum Pedalganglion sei zum Schluß noch der Gedanke ausgesprochen, daß das Säckchen sekundär die Funktion eines Sinnesorgans übernommen haben könnte. Zuverlässigere Schlüsse über die Deutung des Säckchens sowohl wie auch der Flügel von Drüsenzellen erhoffen wir von Nachuntersuchungen, die einmal das ausgewachsene Tier, dann aber auch dieselben Verhältnisse in der Entwicklung von *Cyclas* betreffen sollen.

5. Muskulatur.

Was die Bildung des larvalen Adductors und das Auftreten der Myocyten anbetrifft, so sei hier auf die Ausführungen der S. 32 verwiesen. Der larvale Adductor (Fig. 22, S. 30) hat seinen Zweck erfüllt, sobald die Larve in die Cyste des Wirtes eingehüllt ist. Die tief ins Epithel des Fisches eingeschlagenen Häkchen im Verein mit der Cyste gewähren der Larve jetzt genügenden Halt. Dennoch bleibt der Adductor mitunter bis in die zweite Woche des parasitären Lebens erhalten. Dann aber unterliegt er einem schnellen Zerfall. Während ihn Fig. 28, S. 50 nach vier Tagen Parasitismus noch gut erhalten zeigt, hat er in Fig. 29, S. 51 nach 13 Tagen bereits seinen Zusammenhang verloren. Er besteht nur noch aus zwei kleinen Haufen agglutinierter Muskelfasern. In Fig. 61, S. 97 ist der in Auflösung begriffene Schließmuskel getroffen. Es sind nur noch Bruchstücke der langen glatten Fasern vorhanden. Es erübrigt sich, hier den Vorgang des Zerfalls im einzelnen zu beschreiben, da schon FAUSSEK (Nr. 14), und HARMS (Nr. 25, S. 355) die Verhältnisse näher behandelt haben.

F. Schmidt und Harms haben bereits Schierholz gegenüber darauf hingewiesen, daß die endgültigen Adductoren bei *Anodonta* vollständige Neubildungen sind, und nicht, wie Schierholz wenigstens für den vorderen annahm, aus Resten des larvalen Schließmuskels entstehen. Die Anlage des vorderen und hinteren Adductors findet zu verschiedenen Zeiten statt, und zwar bildet sich im Gegensatz zu *Ostrea*, *Dreissensia*, *Yoldya*, *Nucula* zunächst der hintere, etwa nach 20—25tägigem Parasitismus. Der vordere tritt erst nach etwa 30 Tagen auf. Dieser Gegensatz liegt darin begründet, daß der larvale Adductor mit seinen Resten bei *Anodonta* lange Zeit die Anlage des definitiven vorderen

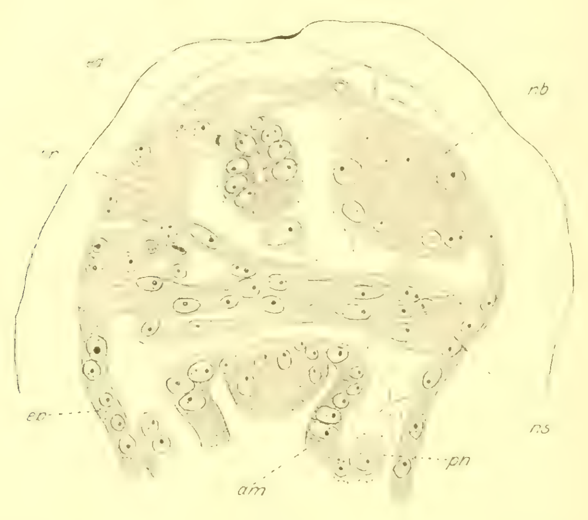


Fig. 58.

Anlage des definitiven hinteren Adductors *hs*. *hr*, hinterer Retractor; *nb*, Nierenbläschen. (Larve parasitierte 28 Tage.) Vergr. 581 : 1.

verhindert, während der hintere schon zustande kommt. Fig. 58 *hs* und Fig. 59 *vs* zeigen die beiden Adductoren in früher Anlage. Sie entstehen aus freien faserförmigen Mesenchymzellen, die sich an einander lagern und an beiden Schalenhälften inserieren.

Man sieht die Faserzellen schon vor der Vereinigung an den betreffenden Stellen lagern; sie sind dann aber noch nicht so lang gestreckt und besitzen auch noch große deutliche Kerne. Fig. 31, S. 54 läßt die eben gebildeten Adductoren in ihrer Lage zu den übrigen Organen erkennen. In Fig. 32, S. 55 heben sie sich noch besser vom umliegenden Gewebe ab und erstrecken sich von einer Schale zur andern. Bemerkenswert ist ihre, im Verhältnis zum übrigen Körper große Länge, die den

Larven, auch im Anfang den jungen Najaden noch ein beträchtliches Öffnen der Schalen erlaubt. In seitlicher Aufsicht läßt Fig. 33, S. 56, (*vs, hs*) die Lage der jungen Adductoren erkennen.

Bald nach der Anlage des hinteren Adductors geht auch die Bildung des hinteren Retractors vor sich. In Fig. 58, S. 94 haben sich links über dem Adductor (*hs*) schon eine Reihe von Muskelbildungszellen zusammengelegt. Genau so geschieht es rechts. HARMS denkt sich die Retractoren durch Abspaltung einiger Muskelzellen aus dem Adductor entstanden. Nach meinem Dafürhalten handelt es sich eher um eine selbständige Neubildung. Der linke und rechte Strang umgeben den Enddarm wie eine Gabel. Etwas unter dem Darm laufen sie im hinteren Körperabschnitt jedoch zu einem Bündel zusammen, das sich aber im Fuß wieder in zwei Stämme auflöst, die sich den seitlichen Fußwänden anlegen. Von eigentlichen Muskeln kann man hier zwar kaum schon sprechen, denn es handelt sich zunächst noch um feine Fibrillen, wie sie Fig. 66, S. 102 aus einem Querschnitt rechts und links im Fuß der jungen Najade zeigt. Etwas später wie die hinteren, legen sich genau in der gleichen Weise die vorderen Retractoren an. Erst mit Beginn des freien Lebens erfahren die Retractoren, entprechend ihrer wichtigen Funktion eine starke Ausbildung. Fig. 34, S. 58 und Fig. 35, S. 60 (*hr, vr*) zeigen ihre Lage zu den stärker gewordenen Schließmuskeln (*hs, vs*) und den übrigen Organen.



Fig. 59.
Anlage des vorderen Adductors *vs*. *f*, Fußspitze; *dm*, definitive Mantelzellen. (Larve parasitierte 31 Tage.) Vergr. 333 : 1.

Demnach besitzt die junge Muschel ein vierfaches Muskelsystem. Die beiden Adductoren *vs* und *hs* werden zu Fixpunkten für den Rumpf und den Eingeweidesack (vgl. Fig. 33—35, S. 56, 58). Die Retractoren haben daneben noch die Aufgabe, die Bewegungen des Fußes

der jungen Muschel zu regulieren. Wie sind sie dazu befähigt? Man betrachte zunächst einmal die Art der Aufhängung an den beiden Schalenhälften. Je an der rechten und linken mit einer Wurzel verbunden, umfassen sie Enddarm und Ösophagus, vereinigen sich darauf für eine kurze Strecke, um dann im Fuß zu beiden Seiten fächerförmig auseinander zu strahlen (vgl. Fig. 91, S. 143). Indem die entsprechenden divergierenden Strahlenbüschel des vorderen und hinteren Retractors zur Deckung gelangen (im Lauf der weiteren Entwicklung entstehen mehrere Lagen übereinander) und an der Sohle sich eng ineinander verflechten, entsteht das elastische Gerüst der für den Lamellibranchierfuß so charakteristischen Schwellkuppe. Damit aber bei dem mitunter sehr heftig erfolgenden Zurückfluten des Schwellblutes auch der nötige seitliche Halt im Fuß vorhanden ist, kommt es zur Ausbildung eines fünften Muskelsystems, das in regelmäßigen Zügen die rechte und linke Körperhälfte miteinander verbindet. Später sind diese Muskelstränge auch über den ganzen Eingeweidesack verbreitet. Schon bei parasitierenden Stadien finden sich im Fuß Bildungszellen der Quermuskulatur. Man vergleiche daraufhin nur Fig. 71, S. 109. Sie spannen sich hier aber nur einzeln von einer Wand zur andern und lassen noch keine regelmäßige Anordnung erkennen.

Die Frage nach dem Ansatz der Muskelfibrillen an die Schale sei hier nur kurz gestreift, da in einer andern, im hiesigen Institut angestellten Untersuchung, ausführliches über den Muskelansatz, auch die Entwicklungsstadien der vorliegenden Arbeit berücksichtigend, veröffentlicht werden soll. Bei ganz jungen Stadien hat man deutlich den Eindruck, daß die Muskelfibrillen sich zwischen den Zellen des Körperepithels hindurchzwängen (Fig. 58, S. 94), um an die Schale zu gelangen. Später ziehen sie in ganzen Zügen bis an die Schale heran, und drängen dabei das Epithel immer mehr aus ihrem Bereich. Dennoch trifft man an der Insertionsstelle mitunter ganze Kernreihen, die nur dem ursprünglichen Epithel angehören können. Man vergleiche Fig. 68 und Fig. 70, S. 104, 106.

6. Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem gehört mit zu den frühesten definitiven Neubildungen, die das Glochidium anlegt. Wie Harms schon angab, findet man mitunter Cerebral- und Visceralganglion schon vor dem Parasitismus bei der Larve angelegt. Es handelt sich in solchen Fällen um eine Epithelverdickung an Stellen des Fußwulstes, wo in den ersten Tagen des parasitischen Lebens dann wirklich die Ganglien entstehen.

Die Ganglien werden im Lauf der Ontogenese angelegt und gehen sämtlich aus dem Ectoderm hervor.

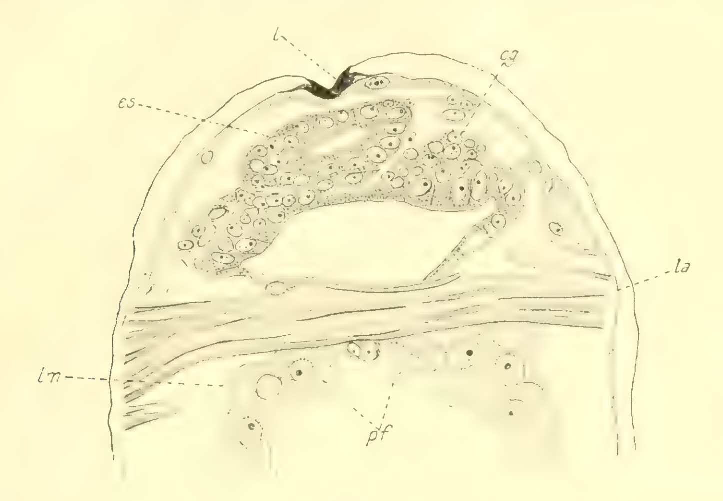


Fig. 60.

Frühe Anlage des Cerebralganglions *cg*. *l*, Ligament; *es*, Entodermsäckchen; *la*, in Zerfall begriffener larvaler Adductor; *lm*, *pf*, degenerierende larvale Mantelzellen mit pseudopodienartigen Fortsätzen. (Larve parasitierte 4 Tage.) Vergr. 400 : 1.

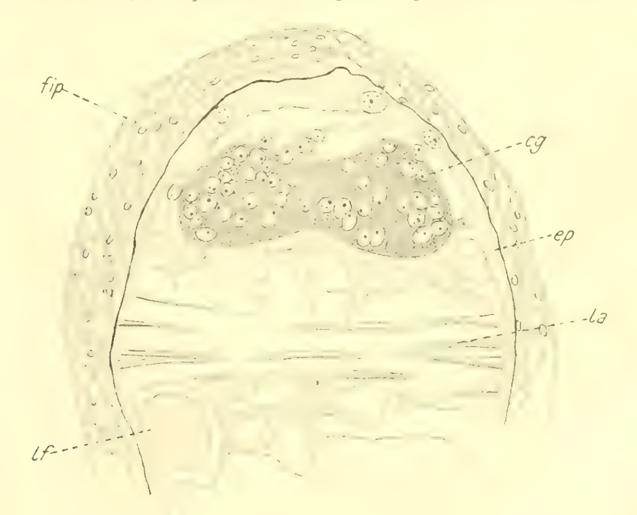


Fig. 61.

Anlage des Cerebralganglions nach 13tägigem Parasitismus der Larve. *fip*, Cyste aus Fischepithel. Vergr. 500 : 1.

Das Cerebralganglion gelangt am frühesten zur Ausbildung. In Fig. 60, die von einer vier Tage parasitierenden Larve stammt,

ist seine frühe Anlage dargestellt. Aus dem verdickten Epithel sind durch Auswanderung aus dem Ectoderm die beiden Zellkuppen (*cg*) rechts und links vom Entodermsäckchen (*es*) entstanden. Man bemerkt schon zwischen beiden zwei langgestreckte Zellen, die als früheste Anlage der Kommissur aufzufassen sind und wahrscheinlich den beiden Kuppen, nicht dem Ectoderm direkt entstammen. Nach 13tägigem Parasitismus bietet sich das Bild der Fig. 61, S. 97 dar. Die Kuppen sind viel umfangreicher geworden, die Kommissur ist verstärkt. Nunmehr löst sich die Anlage vom Ectoderm los und legt sich vor die eben

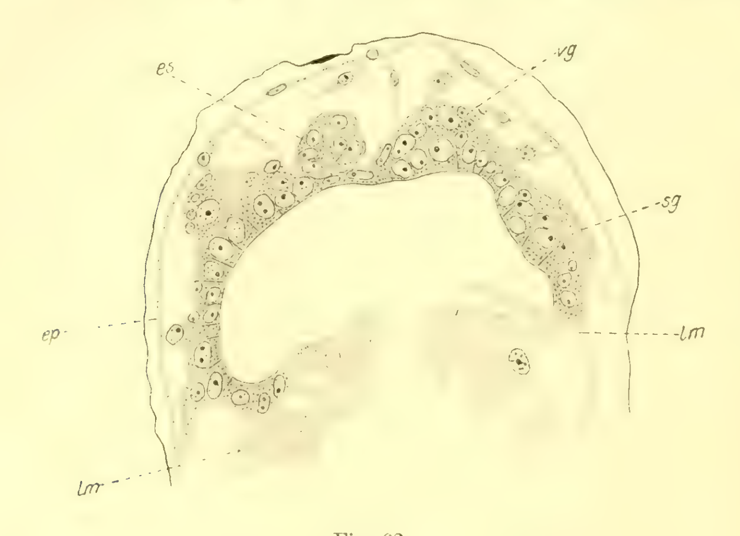


Fig. 62.
Frühe Anlage des Visceralganglions *vg*. *sg*, erweiterte seitliche Gruben. (Larve parasitierte 4 Tage.) Vergr. 400 : 1.

erst entstandene Mundöffnung. In Fig. 46, S. 72 sieht man Ganglion und Kommissur neben dem Ösophagus angeschnitten. Histologisch unterscheiden sich die Ganglienzellen von denen der übrigen Organe durch die feinkörnige Beschaffenheit und die schwache Färbbarkeit des Protoplasmas. Eine deutliche Scheidung der Ganglienzellen und Faserzellen tritt während der parasitischen Periode noch nicht ein.

Eine gesonderte Anlage eines Pleuralganglions, wie sie Meisenheimer für *Dreissensia* ausführlich beschreibt, und Harms auch für *Anodonta* angibt, habe ich nicht wahrnehmen können. Wohl aber habe ich schon von frühen Stadien aufwärts an den äußersten Enden des hantelförmigen Cerebralganglions je einen kleinen birnförmigen Ansatz gefunden, von dem später die Bildung der Cerebrovisceralkommissur

ausgeht. (Vgl. auch Fig. 69, S. 105; Fig. 70, S. 106). Vielleicht entsprechen diese vom Ganglion durch eine Einschnürung deutlich abgesetzten Ansätze morphologisch den Pleuralganglien.

Das Visceralganglion gleicht in seiner ersten Anlage und Entwicklung ganz dem Cerebralganglion, nur bleibt es in seiner Ausbildung etwas hinter ihm zurück. Fig. 25 zeigt uns beim Glochidium die verdickten Stellen im Epithel neben den Zellen des von hinten getroffenen Entodermsäckchens (*es*). In Fig. 62, S. 98, die derselben Larve entstammt, wie Fig. 60, S. 97 ist deutlich die Auswanderung neuer Zellen aus dem Ectoderm zu erkennen. Die Wucherungen nehmen immer mehr an Stärke zu, treten durch zipfelförmig vorgeschickte Zellen seitlich untereinander in Verbindung und geben schließlich den Zusammenhang mit dem Außenepithel auf. Fig. 63 zeigt uns das Visceralganglion bereits abgelöst und mit einer Kommissur versehen, der Unterseite des Enddarms angelagert. Der Schnitt entstammt dem gleichen Stadium wie Fig. 61, S. 97. Es ist bemerkenswert, daß beim Visceralganglion die Sonderung in Ganglien und Kommissur schon bei weitem deutlicher ausgeprägt ist. Im Schnitt der Fig. 81, S. 128, der nur wenig von dem Schnitt der Fig. 63, entfernt lag, ist das Visceralganglion noch einmal getroffen. In betreff der histologischen Differenzierung gilt dasselbe, was oben schon beim Cerebralganglion gesagt wurde.

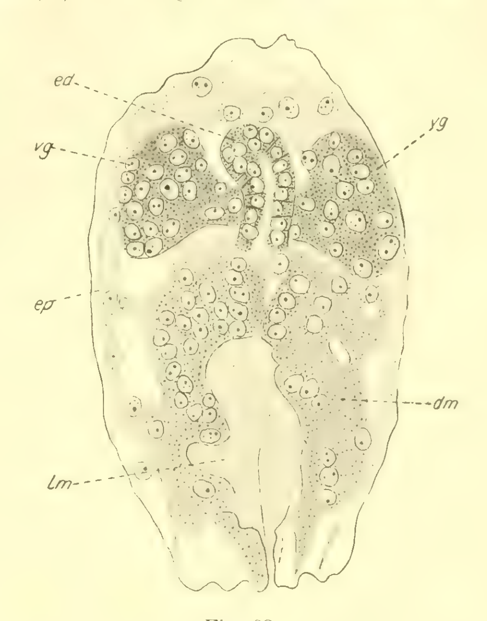


Fig. 63.
Anlage des Visceralganglions nach 13tägigem Parasitismus der Larve. *ed*, Enddarm mit After. Vergr. 400 : 1.

Die frühe Anlage des Pedalganglions ist schwierig zu verfolgen, da sie ganz von dem Entodermsäckchen überlagert wird, das gerade an dieser Stelle zu jener Zeit seine größte Ausdehnung aufweist. In Fig. 64, S. 100 (*pg*) ist bereits eine mächtige Wucherung der Ganglienzellen aus dem Ectoderm des Fußwulstes zu bemerken. Im Gegensatz zu Cerebral- und Visceralganglion ist hier von vornherein die Verbindung

der Ganglienknoten eine viel innigere. Sie bleibt auch bis ans Ende der parasitischen Periode bestehen. Eigenartiger Weise bilden sich im Lauf der Entwicklung mehrere Kommissuren aus. Die Loslösung vom Ectoderm tritt sehr bald ein. Der Fuß wölbt sich allmählich immer höher über das Pedalganglion hinweg, so daß es schließlich tief ins Innere gerückt erscheint. Das erläutern die sich entsprechenden Schnitte Fig. 65, S. 101 und Fig. 66, S. 102 (*pg*), von denen der eine von einer 31 Tage alten Larve, der andre von einer eben ausgeschlüpften Najade stammt. Die Ganglien erscheinen als große runde Zellhaufen, die von feinkörnigem Protoplasma umgeben sind. Im Sagittalschnitt sind sie in Fig. 71, S. 109 und Fig. 72, S. 110 ebenfalls getroffen. Aus allen Bildern geht hervor, daß auch hier die Sonderung in Ganglien- und Faserzellen noch nicht eingetreten ist.



Fig. 64.
Anlage des Pedalganglions *pg*. Querschnitt durch eine 10 Tage parasitierende Larve. *fs*, Flossenstrahl. Vergr. 250 : 1.

In den wachsenden jungen Muscheln nehmen die Ganglien immer mehr ihre definitive Gestalt und Lage an. Fig. 34, S. 58 und Fig. 35, S. 60 zeigen sie am Totalbild junger Najaden. Schnittbilder aus späterer Zeit weisen die Fig. 70, S. 106 (*eg*); Fig. 68, 69, S. 104 (*eg*); Fig. 57, S. 91 (*pd*) auf. Gegenüber den histologischen Befunden an jüngeren Stadien, ist hier eine deutliche Sonderung von Ganglien und Faserschicht eingetreten. Das Nervensystem ist bei der 5,7 mm langen *Anodonta piscinalis*, von der die Fig. 68—70 stammen, bereits in seinen Hauptzügen festgelegt. Trotzdem hier nicht näher auf seine Entwicklung eingegangen werden soll, seien doch die wichtigsten auf den Bildern getroffenen Nerven erwähnt. Fig. 50, S. 80; Fig. 98, S. 158; Fig. 99, S. 159 zeigen im Querschnitt die Cerebrovisceralkommissur (*cv*). Fig. 70, S. 106 läßt rechts den nervus pallialis anterior (*npa*)

Fig. 57, S. 91 die nervi pedales 1—4 (np_1—np_4) erkennen. (Bezeichnung nach SPLITTSTÖSSER, Nr. 102.)

Statocysten: Gesondert vom Pedalganglion entstehen, wie schon F. SCHMIDT zeigte, beiderseits aus einer kleinen Einstülpung des Epithels am Fußwulst die Statocysten. Sie schnüren sich sehr bald vom Epithel los und legen sich etwas nach vorn außen über das Pedalganglion. Zu Anfang bestehen sie nur aus einem Bläschen hoher Zellen,

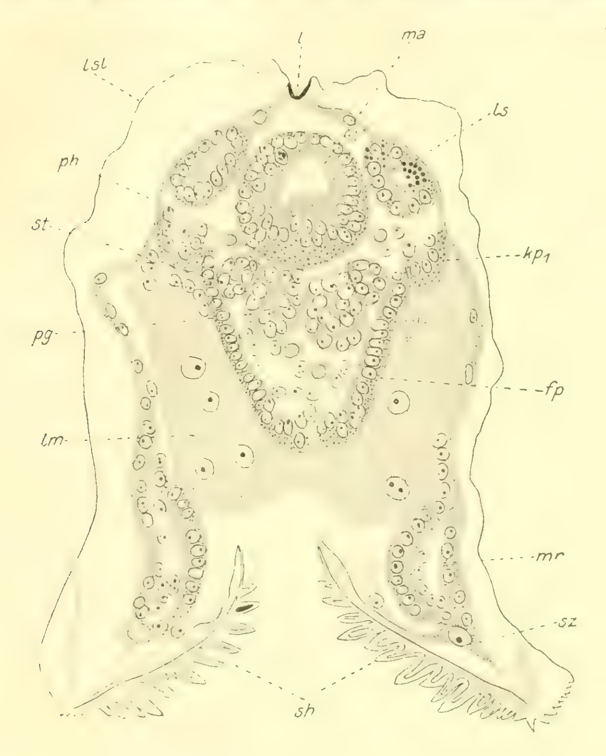


Fig. 65.

Querschnitt durch eine 31 Tage parasitierende Larve. Das Pedalganglion *pg* mit den Statocysten *st* liegt frei im Fuß. *ma*, *ls*, Magen mit Lebersäckchen; kp_1, erstes Kiemenpapillenpaar; *mr*, Anlage des definitiven Mantelrandes; *sh*, *sz*, Schalenhaken mit Schließzelle. Vergr. 333 : 1.

die einen äußerst kleinen Hohlraum umschließen (vgl. Fig. 65, *st*). Im Verlauf der weiteren Entwicklung weitet sich letzterer immer mehr aus, so daß die Wandung schließlich sehr dünn wird (Fig. 66, S. 102, *st*). Es kommt etwa bei einer Länge der jungen Najaden von 1 bis 2 mm auch zur Bildung der Statolithen. Bei guter Erhaltung findet man sie als konzentrisch geschichtete Kügelchen zunächst noch mit Hilfe eines kleinen Stieles an der Wand der Bläschen befestigt. Von

Sinneshärchen oder Stiften war auf den untersuchten Stadien noch nichts wahrzunehmen.

Hautsinnesorgane: SPENGEL entdeckte 1884 bei einer Reihe von Mollusken, unter andern auch bei *Anodonta* und *Unio* das Osphradium. Eine eingehende Beschreibung hat dieses Organ bei den Unioniden meines Wissens bisher nicht erfahren. Die von FREIDENFELT angekündigte (Nr. 114, 115) Untersuchung ist noch nicht erschienen. Es liegt bei den Vertretern dieser Familie innerhalb des Kloakenraumes

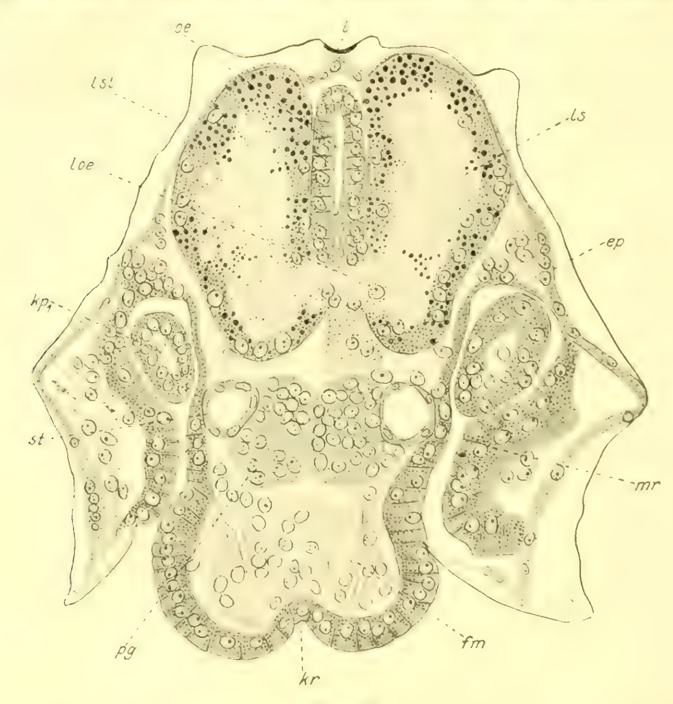


Fig. 66.

Querschnitt durch die gleiche Region wie Fig. 65 bei einer eben ausgeschlüpften jungen Muschel. *oe*, Oesophagus; *ls*, *loe*, Lebersäckchen mit Leberöffnungen; *fm*, Fußmuskulatur; *kr*, Kriechrinne; *ep*, äußeres Mantelepithel; *lsl*, Larvenschale. (Übrige Bezeichnung wie Fig. 65.) Vergr. 333 : 1.

auf der Innenseite der Verwachsungsränder der Kiemen und reicht jederseits auf der ventralen Seite des Eingeweidesackes bis kurz vor das Visceralganglion. THIELE, der 1889 bei elf marinen Lamellibranchiaten das »abdominale Sinnesorgan«, ein weiteres Hautsinnesorgan, beschrieb, konnte es bei den Najaden nicht nachweisen. Für die Mytiliden hat LIST (Nr. 119) neben diesen beiden Organen, die er nach Lage und Bau eingehend untersuchte, noch »Sinnesleisten«, feine, vom übrigen Körperepithel erhabene Leisten von Sinneszellen be-

schrieben. Außerdem hat Stempell (Nr. 101) bei *Solemya togata* »adorale Sinnesorgane« entdeckt, die jederseits vor der Mundöffnung beginnen und sich lateralwärts an der Achse der Mundlappen hinziehen.

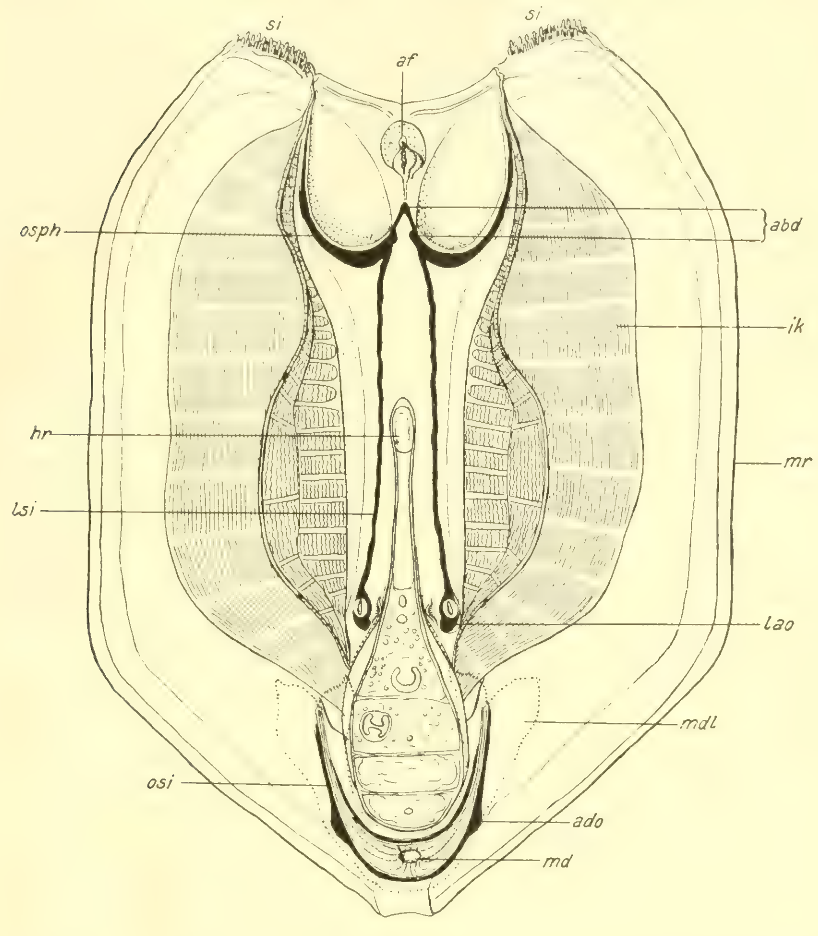


Fig. 67.

Schematische Übersicht über die Hautsinnesorgane von *Anodonta*. *abd*, abdominales Sinnesorgan; *osph*, Osphradium; *lsi*, laterale Sinnesleisten; *lao*, laterales Sinnesorgan; *osi*, orale Sinnesleisten; *ado*, adolrales Sinnesorgan; *mr*, Mantelrand; *si*, Atemsipho; *ik*, innere Kiemen; *md*, Mund; *af*, After; *mdl*, Mundlappen.

Sehen wir ab von den »pallialen Sinnesorganen«, die Stempell (Nr. 100, S. 408, Nr. 101, S. 153) und Pelsener (Nr. 122, S. 169) bei *Leda sulcata*, bzw. *L. pella* und *Solemya togata* aufgefunden haben, so geht aus dieser kurzen historischen Übersicht hervor, daß von den bisher überhaupt

beschriebenen Hautsinnesorganen der Lamellibranchier bei *Anodonta* und *Unio* nur das Osphradium bekannt war.

Im Verlauf der *Anodonta*-Entwicklung konnte ich nun einige interessante Beobachtungen machen, die mich veranlaßten, auch beim ausgewachsenen Tier nach weiteren Sinnesorganen zu suchen. Die Befunde sollen zunächst so geschildert werden, wie sie mir in Schnittserien durch eine 5,7 mm lange *A. piscinalis* begegneten, bei der Betrachtung von hinten nach vorn fortschreitend. Zur Veranschaulichung dienen vorerst das Schema Fig. 67, S. 103, in dem eines besseren Verständnisses halber die Befunde an der jungen Muschel in die Topographie einer ausgewachsenen, präparierten *Anodonta* eingezeichnet

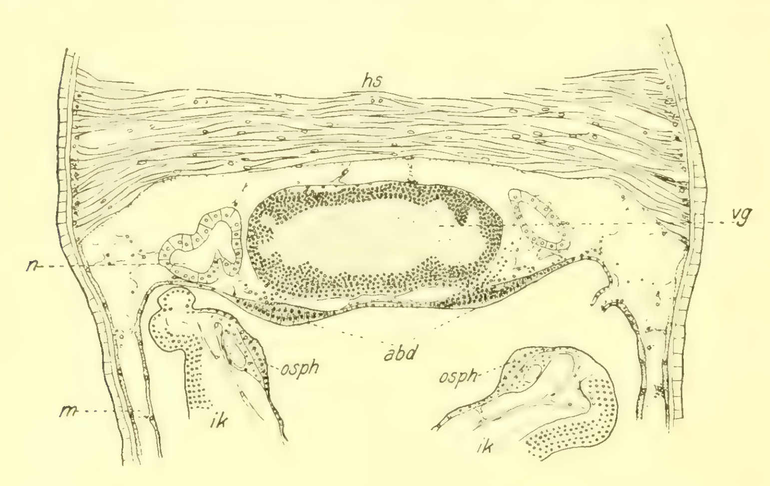


Fig. 68.

Abdominales Sinnesorgan *abd* und Osphradium *osph* einer 5,7 mm langen *Anodonta piscinalis* im Querschnitt; *vg*, Visceralganglion; *n*, Niere; *hs*, hinterer Adductor. Vergr. 78,8:1.

sind. (Das Tier ist auf den Rücken gelegt, der Fuß entfernt und die inneren Kiemen sind an der Nahtlinie aufgetrennt).

Gleich vor der Afterpapille hebt sich mitten auf dem Epithel, das über den hinteren Adductor hinzieht, eine erhöhte Leiste (*abd*), die sich bald spaltet und dabei mehr und mehr verbreitert. Gerade auf der Höhe des Visceralganglions nehmen die Leisten plötzlich die Gestalt umfangreicher Kuppen an, die nach innen steil, nach außen flach abfallen. Fig. 68 stellt einen Querschnitt aus dieser Region dar. Die mehrschichtigen Kuppen (*abd*) machen ganz den Eindruck eines selbständigen Organs, umsomehr, als eine reichliche Innervierung direkt vom Visceralganglion aus stattfindet. Allmählich nehmen die Kuppen

an Umfang ab, es resultieren, ganz nach innen gelegen, wieder zwei erhöhte Epithelleisten genau wie vor der Anschwellung.

Ehe wir den Verlauf dieser Leisten weiter verfolgen, müssen wir noch etwas anderes beachten. Schon auf Schnitten, die noch hinter der Afterpapille (also auch hinter dem Adductor) geführt sind, treten auf der Innenseite des äußeren Blattes der inneren Kieme, nahe am dorsalen Rand ebenfalls Sinnesleisten auf, die nach vorn beständig an

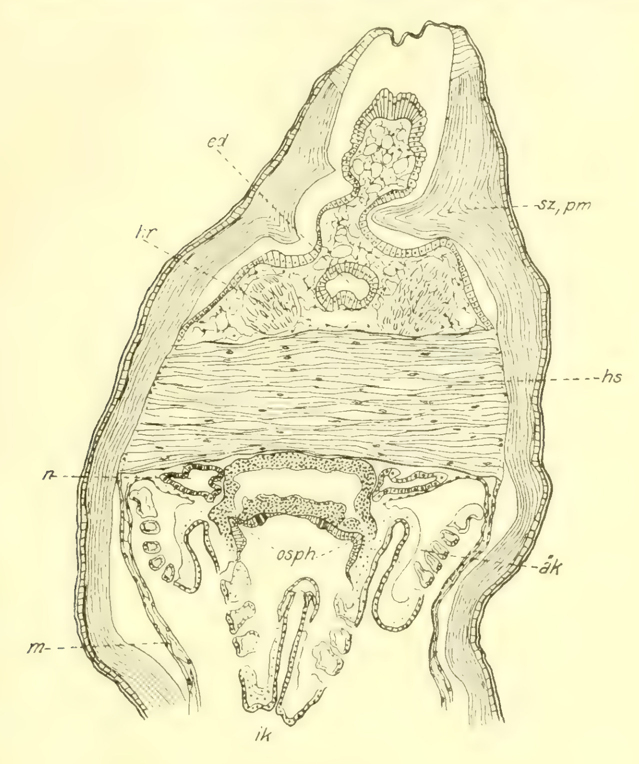


Fig. 69.

Querschnitt durch eine 7,1 mm lange *Unio*. *osph*, Osphradium; mit Sinnesleisten darüber das Visceralganglion; *äk*, *ik*, äußere und innere Kiemen; *ed*, Enddarm; *pm*, *prs*, Perlmutter und Prismenschicht der definitiven Schale; *sz*, Seitenzahn. Vergr. 41 : 1.

Breite zunehmen und sich dem ventralen Körperabschnitt dieser Region nähern. In Fig. 68, S. 104 (*osph*) heben sie sich deutlich vom Kiemenepithel ab. Verständlich sind diese Verhältnisse nur, wenn man sich vergegenwärtigt, daß auf diesem Entwicklungsstadium die hintersten Abschnitte der Kiemen noch frei in die Mantelhöhle hineinragen und nur auf der Außenseite leicht mit dem Mantel verbunden sind. (Vgl. S. 78). Nach dem Ausbau des Kloakenraumes und der An-

lage der äußeren Kiemen liegen die Organe auf der ganzen Länge der Naht zwischen innerer und äußerer Kieme, d. h. der Schneide, die äußeren und inneren Kiemengang von einander trennt. Indem sie sowohl beim jungen, wie beim ausgewachsenen Tier auf dieser Schneide auf den ventralen Abschnitt des Eingeweidesackes übertreten, treffen sie auf die vorhin beschriebenen, vom After ausgehenden Hautsinnesorgane und gehen völlig in dieselben über. Das Schema Fig. 67, S. 103 läßt diesen Übergang deutlich erkennen; Fig. 69, S. 105 zeigt uns die

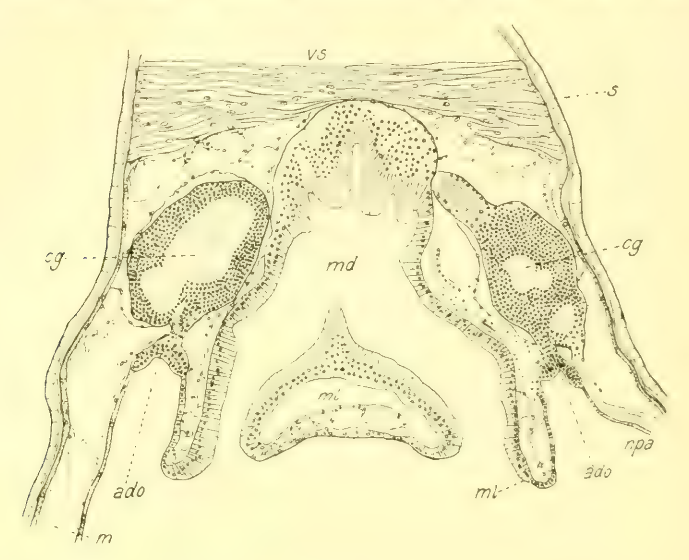


Fig. 70.

Adorales Sinnesorgan *ado* einer 5,7 mm langen *Anodonta pisc.* im Querschnitt. *cg*, Cerebralganglion; *ml*, Mundlappen; *md*, Mund; *npa*, Nervus pallialis anterior; *vs*, vorderer Adductor. Vergr. 80 : 1.

Vereinigungsstelle bei einer jungen *Unio* im Querschnitt. Auch hier kann man sich nach dem histologischen Bau des Eindrucks nicht erwehren, ein selbständiges Sinnesorgan vor sich zu haben, zumal da eine starke, direkte Innervierung von den vorderen Ästen des Visceralganglions aus stattfindet.

Schreiten wir nunmehr in der Betrachtung des ersten Leistenpaares fort (Fig. 67 [*lsi*]), so läßt es sich ohne Unterbrechung zu beiden Seiten des Fußes, immer unterhalb der Niere entlang verfolgen. Histologisch tritt es jederseits als feine Erhebung über das Körperepithel hervor, unterscheidet sich aber auch deutlich nach der Struktur und Färbbarkeit seiner Zellen von seiner Umgebung. Vorn zwischen Nieren und Geschlechtsöffnung endigen schließlich die Leisten zu beiden Seiten

in Gestalt einer sehr starken Anschwellung wie in Fig. 98 *lao*, S. 158 erkennen läßt. Ohne Zweifel haben wir es auch hier mit einem lokalen Sinnesorgan zu tun.

Zwei weitere gesonderte Systeme von Sinnesleisten besitzt die junge *Anodonta* in der Region der Mundlappen. Zwischen der Basis der Mundlappen, dem Mantel einerseits und dem Fuß anderseits ziehen sie sich im halbkreisförmigen Bogen hin (vgl. Fig. 67 [*osi*], S. 103). Auf dem äußeren kommt es unterhalb des Cerebralganglions zur Anlage eines vierten paarigen Hautsinnesorganes, wie es Fig. 70 (*ado*) im Querschnitt wiedergibt. In der gleichen Weise wie beim Visceralganglion, treten hier vom Cerebralganglion direkt nervöse Elemente in das Organ über. An der Innenseite der Basis der Mundlappen findet sich nur eine feine Sinnesleiste, die keine weiteren Differenzierungen aufweist.

Bis zu einer jungen *Anodonta* von 2,2 mm Länge ließen sich die obigen Befunde an vollständigen Schnittserien mehrerer Zwischenstadien bestätigen. Am ausgewachsenen Tier waren bei wenig eingehender Prüfung die beiden hinteren Organe sowie die beiden langen Sinnesleisten schon zu entdecken. Die Verhältnisse wurden hier nicht weiter geprüft, weil sie bereits im hiesigen Institut Gegenstand einer besonderen Untersuchung sind. Aus dem gleichen Grunde wurde auch eine eingehendere Schilderung der histologischen Beschaffenheit zurückgestellt.

Einer Homologisierung der vier Paar für *Anodonta* festgestellten Hautsinnesorgane mit den bisher bei den übrigen Lamellibranchiern beschriebenen ist nicht leicht vorzunehmen. Stempell hat schon (Nr. 100, S. 409, 410) in ausführlicher Weise auf die Schwierigkeiten eines solchen Versuches hingewiesen. Dennoch glaube ich bei den folgenden Festsetzungen nicht fehl zu gehen. Das gleich vor der Afterpapille gelegene Organ, von der typischen spitzwinkeligen Gestalt und versehen mit den verdickten Feldern auf den Schenkeln, ist dem von Thiele aufgefundenen »abdominalen Sinnesorgan« gleichzusetzen. Meines Wissens wurde das abdominale Sinnesorgan für die ausgewachsenen Anodonten in der Literatur noch nicht beschrieben. An in Formol gehärteten Tieren ließ es sich deutlich, in Gestalt zweier symmetrisch paarig gelegener, dreiseitiger Felder vor der Afterpapille konstatieren. (s. Fig. 67, S. 103). Die weit geschweiften, auf der Schneide zwischen innerem und äußerem Kiemengang gelegenen Organe bilden das »Osphradium« (Spengel). Die auf der äußeren Mundlappenleiste sich erhebenden Sinnespolster sind homolog dem »adoralen Sinnesorgan«, das bisher allein von Stempell für *Solemya togata* beschrieben worden ist.

Hingegen bestehen meines Wissens bisher in der Literatur keinerlei, einen Vergleich zulassende Angaben für das letzte, zwischen Nieren und Geschlechtsöffnung gelegene Paar von Hautsinnesorganen. Es sei darum vorläufig mit dem Namen »laterales Sinnesorgan« belegt.

Die Sinnesleisten, deren Bedeutung jedenfalls eine untergeordnete ist, sind in der Monographie von List (Nr. 118, S. 237) für eine Reihe von Mytiliden abgebildet und behandelt. Was die Funktion der Sinnesorgane anbetrifft, so ist darüber zunächst noch nicht viel zu sagen. Alle bisher bekannten Organe sind von den Autoren als »Geruchsorgane« angesprochen worden, d. h. als solche, die durch Chemotaxis die Beschaffenheit des umgebenden Wassers zu prüfen hätten. Sei dem wie es sei, jedenfalls ist nach ihrer Lage bei *Anodonta* zu vermuten, daß sie alle einem bestimmten Zweck dienen und nicht etwa von rudimentärer Beschaffenheit sind. Die Lage neben der Mundöffnung läßt eine Beziehung zu dem hier eintretenden Atemwasser und etwaigen Fremd- oder Nahrungskörpern vermuten, die zwischen den Geschlechts- und Nierenöffnungen gelegenen dürften mit einem zeitweiligen Öffnen und Schließen jener Poren in Verbindung zu bringen sein. Schwieriger ist die Deutung für das Osphradium und das abdominale Sinnesorgan, da unter normalen Verhältnissen nach den neueren Untersuchungen von Wallengren nur das ausströmende, verbrauchte Atemwasser mit ihnen in Berührung kommt, also eine Prüfung des frischen Atemwassers nicht in Betracht käme. Wichtig wäre zwar ihre Lage für die Regulierung der Wasserströmungen im Fall eines Reizes, und bei Schalenschluß. Auch ist der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß sie bei dem Transport der Eier von den Genitalporen durch den inneren Kiemengang in den äußeren Kiemengang und die Taschen der äußeren Kieme eine Rolle spielen möchten.

7. Darmkanal.

Es sei zum Beginn dieses Abschnittes von der Umwandlung des Darmkanals in der Ontogenese zuerst noch einmal auf die larvalen Bestandteile des Darmes verwiesen.

Fig. 16, S. 24 (*es*) zeigt uns das Entodermsäckchen einer jungen, noch nicht eingefalteten Larve, bald nach seiner Abschnürung. Es ist allseitig geschlossen und weist nur ein geringes Lumen auf. Anders verhält es sich schon beim reifen Glochidium. In der Schnittführung genau dem vorigen Bild entsprechend, läßt Fig. 26, S. 34 (*es*) deutlich eine Längsstreckung des Säckchens und die Vorbereitung des Afterdurchbruchs erkennen.

Gleich nach dem Beginn des parasitischen Lebens nimmt die Längsstreckung des Säckchens einen schnellen Fortgang, wie aus Fig. 28, S. 50 (*es*) hervorgeht. Darauf erfolgt unter Zuhilfenahme einer kleinen ectodermalen Einstülpung der Durchbruch des Afters; die Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Proctodäums ist aber nur sehr gering.

Infolge des allmählichen Wachstums des Fußwulstes gewinnt nun das Entodermsäckchen immer mehr Raum sich auch in die Breite aus-



Fig. 71.

Sagittalschnitt durch eine 22 Tage parasitierende Larve. *md*, Oesophagus mit Mund; *ma*, Magen; *af*, Enddarm mit After; *f*, Fuß; *pg*, Pedalganglion; *lm*, larvale Mantelzellen; *kp*, Kiemenpapille. Vergr. 417 : 1.

zudehnen. Man vergleiche den Querschnitt Fig. 60, 64. Die ursprünglich mehr kubischen Zellen (Fig. 60, S. 97 [*es*]) nehmen nach und nach cylindrische Gestalt an. Bald setzt sich auch das Entodermsäckchen deutlich von einem kleinen Enddarm ab. Wie Fig. 29, S. 51 zeigt, ist gleichzeitig die Afteröffnung bedeutend größer geworden. Der Enddarm tritt darauf in ein lebhaftes Längenwachstum ein, welches so stark ist, daß aus Raummangel eine Umbiegung zur rechten Körperseite hin stattfindet. Das erweiterte Entodermsäckchen rückt dabei mit dem Fußwulst immer weiter nach vorn. Etwa gegen Ende der zweiten Woche parasitischen Lebens kommt nun auch die Bildung

des Stomodäums zu stande. Hierbei ist die Beteiligung des Ectoderms weit größer als beim Durchbruch des Afters. Eine Übersicht über die Ausbildung des Darmes auf diesem Stadium gibt einmal Totalfig. 30, S. 52, vor allem aber der genau median geführte Sagittalschnitt Fig. 71, S. 109. Es lassen sich bereits die drei Abschnitte Vorder-, Mittel- und Enddarm unterscheiden. Der Mitteldarm wird allein vom Magen (*ma*), der sich größtenteils aus dem erweiterten, ursprünglichen Entodermsäckchen zusammensetzt, gebildet. Fig. 71, S. 109 läßt auch einige



Fig. 72.

Oesophagus *oes* einer 38 Tage parasitierenden Larve, sagittal. *md*, Mund; *loe*, Leberöffnung; *fp*, Fußepithel; *vs*, vorderer Adductor; *cgc*, Commissur des Cerebralganglions; *ls*, Lebersäckchen. Vergr. 581 : 1.

histologische Unterschiede der Darmabschnitte erkennen. Während im Vorder- und Enddarm das Epithel verhältnismäßig niedrig erscheint, ist es im Magen hochcylindrisch. Man vergleiche dazu auch die Bilder Fig. 63, S. 99 (*ed*) und Fig. 65, S. 101 (*ma*).

Die weitere Entwicklung des Darmkanals erstreckt sich zunächst auf die Umgestaltung des Ösophagus. Er nimmt, wie schon Totalfig. 31, S. 54 zeigt, eine trompetenförmige Gestalt an. Besser erkennen wir die Verhältnisse noch an Fig. 72 und Fig. 46, S. 72, die aus einem Sagittal- bzw. Querschnitt einer 31 bzw. 38 Tage parasitierenden

Larve entnommen sind. In Fig. 72, S. 110 lassen sich auch zum erstenmal Wimpern auf dem Darmepithel wahrnehmen; sie bedecken Mundöffnung und Ösophagus. Der Querschnitt, Fig. 46, S. 72 hat gerade den vorderen Rand der Mundöffnung getroffen, welcher sich zu beiden Seiten als stark verdickt erweist. Es handelt sich hier um die ersten Anlagen des äußeren Mundlappenpaares. (Die weitere Entwicklung s. S. 72 ff.) Die Umformung, welche Magen und Enddarm in dieser Zeit erfahren haben, lassen sich am besten verstehen, wenn wir gleich zur Betrachtung der in Fig. 33, S. 56 in seitlicher Aufsicht dargestellten, kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Larve übergehen. Am auffallendsten sind die Veränderungen in der Gestalt des Magens. Nach hinten unten hat er sich stark verlängert und weist in dieser Richtung eine doppelte Knickung auf. Der am meisten dorsal gelegene Knick hängt mit der Anlage der Magenfalte zusammen (vgl. Gutheil, Nr. 70, S. 454; Fig. 3, 5). Der ventrale, gegen die Schalenhaken gerichtete Abschnitt bildet die ursprüngliche Anlage des Kristallstieldarmes.

Im Verlauf des freien Jugendlebens ist der Darm starken Veränderungen unterworfen. Sie beziehen sich in der Hauptsache auf Mittel- und Enddarm, und zwar betreffen sie einmal die langsam fortschreitende Umgestaltung des Magens und anderseits die Anlage des Dünndarms mit seinen charakteristischen Schlingen, zwei Prozesse, die sich gleichzeitig und aufs engste miteinander verknüpft, abspielen. Die Fig. 34, S. 58 und 35, S. 60 lassen zwei Stadien der Darmentwicklung im Zusammenhang mit den übrigen Organen erkennen. Im vorderen Körperabschnitt füllen Darm und Leber weitaus den größten Teil des Rumpfes aus, im hinteren herrschen hingegen Herz und Niere an Ausdehnung vor. Durch das Herz und den hinteren Adductor ist der gerade Schenkel des Enddarms schon frühzeitig in seiner endgültigen Gestalt festgelegt, da im Bereich des ersteren außer einem Längenwachstum Änderungen in der Form kaum mehr zulässig sein dürften. Ebenso beharrlich in der Gestalt wie der Enddarm ist der Vorderdarm. Abgesehen von der histologischen Differenzierung vollzieht sich nur eine Erweiterung der Mundöffnung.

Die gesamten Ergebnisse in bezug auf die Entwicklung der äußeren Form des Darmkanals sind nun in dem Schema Fig. 73, S. 112 niedergelegt. Es zeigt sechs Stadien aus der Gesamtentwicklung, ist aber insbesondere der Ausbildung des Dünndarms und der Umformung des Magens gewidmet. Zwischen *c* und *f* ist ein bedeutender Sprung dem Alter nach, dennoch dürfte die Schleifenbildung im Wesentlichen klargelegt sein. (Die wichtigsten Phasen dieses Prozesses spielen sich

bei jungen Muscheln von etwa 2—4 mm Länge ab, die leider so schwierig zu erhalten sind.)

Die schon oben erwähnte Konstanz der Lage und Gestalt von Vor-

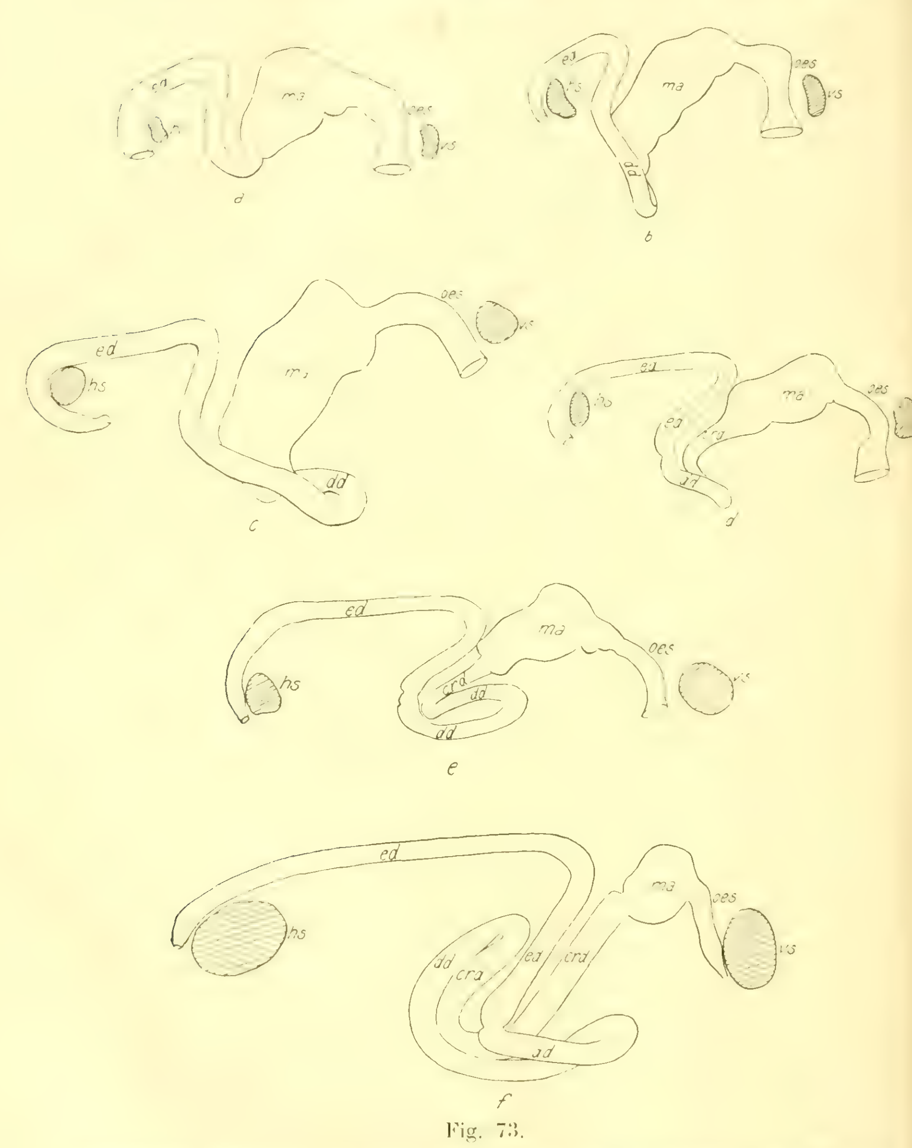


Fig. 73.

Schematische Übersicht über die Entwicklung des Darmkanals von *Anodonta*. Zustandekommen der Darmschlinge. *a*) L. n. 22 Tagen Parasitismus; *b*) L. n. 48 Tagen Parasitismus; *c*) J. M. 4 Wochen freilebend; *d*) J. M. 1,42 mm lang, 0,99 mm hoch; *e*) J. M. 2,59 mm lang, 1,65 mm hoch. *f*, ausgewachsene Muskel; *vs*, *hs*, vorderer und hinterer Adductor; *oes*, Oesophagus; *ma*, Magen; *crd*, Kristallstieldarm; *dd*, Dünndarm; *ed*, Enddarm.

der- und Enddarm tritt von *a* an deutlich hervor. Neubildungen sind Dünndarm (*dd*) und Kristallstieldarm (*crd*). Ersterer geht wahrscheinlich aus dem Enddarm durch Längenwachstum hervor, letzterer bildet sich direkt aus dem Kristallstielsack des Magens (vgl. *d*—*f*). Von einem Kristallstielblindsack, wie viele Autoren diesen Abschnitt des Magens nennen, kann streng genommen nicht die Rede sein. Die Typhlosolen sind auf Schnittbildern etwa vom Stadium der Fig. 35, S. 60 an zu beobachten; hier macht sich nur der durch eine scharf absetzende Verdickung gekennzeichnete Beginn der Enddarmtyphlosolis bemerkbar (*d*—*f*). Auf Schnittbildern macht sich die Enddarmtyphlosolis zuerst als eine einfache, nach innen gerichtete, rinnenförmige Einstülpung des Darmepithelrohres bemerkbar. In dem Maße, als sich später die Typhlosolis aufwölbte, entwickelte sich in der hohlen Rinne immer mehr fibrilläres Bindegewebe.

Am Magen werden in den seitlichen Umrißbildern die wesentlichsten Veränderungen der Form auch sichtbar. Abgesehen von der schon erwähnten Anlage des Kristallstieldarmes, tritt an seinem vorderen ventralen Abschnitt eine kleine Ausbuchtung beständig hervor. Es handelt sich um die Einmündungsstelle der ersten und zweiten Leberöffnungen. Am vorderen dorsalen Abschnitt bildet sich im Lauf der Entwicklung, hier als wachsender Wulst sichtbar, die Magenfalte immer mehr heraus. Sie entsteht auf der rechten Magenseite und reicht mit ihrem blinden Ende später auf die linke hinüber.

Interessant ist ein Vergleich des vorliegenden Schemas mit dem, das Drew für die Entwicklung der Darmschlingen bei *Nucula delphinodonta* in Nr. 67, S. 351 gibt. Auch bei *Nucula* kommt ein regelmäßiges System von Schlingen zu stande, dem eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von *Anodonta* nicht abzusprechen ist. Ein genauerer Vergleich ist jedoch, sowohl was die Führung der Schlingen als auch ihre Lage zu den übrigen Organen anbetrifft (vgl. Nr. 67, Fig. 45—48), nicht möglich. Bei dem großen Abstand, den man beiden Formen im natürlichen System aus vergleichend anatomischen Gründen sonst zuweist, braucht dies nicht weiter verwunderlich zu erscheinen.

In bezug auf die histologische Differenzierung des Darmes bei späteren Entwicklungsstadien sei auf den genau median geführten Sagittalschnitt der Fig. 74, S. 114 verwiesen. Er stammt von einer 5—6 Wochen alten Najade. Das Epithel in Vorder- und Enddarm weist gegenüber Fig. 71, S. 109 eine deutliche Erhöhung auf. Besonders hochcylindrisch ist es am Eingang zum Magen und in seinem hinteren Abschnitt, dem Kristallstielsack, überall durch einen starken Wimper-



Fig. 74.

Sagittalschnitt durch eine 4 Wochen alte junge Muschel mit ausgestrecktem Fuß. *md*, Mund; *ma*, Magen; *loe*, Leberöffnung *1 + 2*; *ed*, Enddarm; *af*, After; *l*, Ligament; *n*, Niere; *pg*, Pedalganglion; *byh*, rudimentäre Byssushöhle; *bydr*, rudimentäre Byssusdrüse; *zf*, zipfelförmige Ausläufer derselben; *mf*, Mesenchym des Fußes. Vergr. 250 : 1.

besatz als typisches Flimmerepithel gekennzeichnet. Im Ösophagus sind die Flimmern entsprechend dem Fluß des Nahrungsstromes nach innen gerichtet. Beim Eintritt in den Magen erreichen sie eine außergewöhnliche Länge. MEISENHEIMER konnte bei *Dreissensia* eine Bewimperung des Magenepithels nicht auffinden, er hebt dies (Nr. 84, S. 92) ausdrücklich gegenüber den gegenteiligen Befunden von LOVEN (Nr. 80), HORST (Nr. 23), HATSCHEK (Nr. 71) und ZIEGLER (Nr. 111) hervor. Wie Fig. 74 erkennen läßt, ist bei *Anodonta* der ganze Magen der jungen Tiere mit einem Wimperkleid versehen, ausgenommen am hintersten Abschnitt der dorsalen Wand. Hier zeigt das Epithel eine niedrige Beschaffenheit und ist mit einer Schleimschicht, dem Wand- oder Magenbeleg bedeckt. (Ausführl. vgl. bei GUTHEIL, S. 455, 456). DREW hat für *Nucula delphinodonta* diesen Beleg auch in der Entwicklung schon beschrieben (Nr. 67, S. 349). Er bringt ihn mit der Abscheidung des Kristallstiels in Verbindung.

Die späteren Entwicklungsstadien wurden auf die histologische Beschaffenheit des Darms hin nicht näher untersucht, da sie im Wesentlichen schon die gleichen Verhältnisse aufweisen, wie sie GUTHEIL in eingehender Weise am ausgewachsenen Tier beschrieben hat. Die Entwicklung der Darmmuskulatur ist aus besonderen Gründen im Zusammenhang mit der Herzentwicklung behandelt worden. Man suche die entsprechenden Angaben im Kapitel 10, S. 141 ff.

Leber: Die Leber entsteht schon sehr früh nach dem Beginn des parasitischen Lebens aus zwei symmetrisch zur Hauptachse gelegenen, kleinen Ausstülpungen des erweiterten Entodermsäckchens. In Fig. 75, S. 116 ist dieses Stadium im Querschnitt dargestellt. Im Bau der Zellen der Lebersäckchen (*ls*) bemerkt man noch keinerlei Unterschied gegenüber denen des Entodermsäckchens. Totalfigur 29, S. 51 zeigt die Säckchen auf einem etwas älteren Stadium. Allmählich wachsen sie mehr in die Länge, ihr Lumen nimmt beträchtlich zu. Dabei werden die Öffnungen zum Magen immer enger und nehmen einen selbständigen Charakter an. In Fig. 30, S. 52 finden wir dies veranschaulicht. In Fig. 65 (*ls*) S. 101 sind die beiden Lebersäckchen dieses Stadiums auch im Querschnitt getroffen. Hier ist schon ein Differenzierung der Leberzellen gegenüber den eigentlichen Darmzellen angedeutet, insofern als sich im Plasma der ersteren sehr dunkel gefärbte Secrettröpfchen vorfinden. In der weiteren Entwicklung legen sich die Lebersäckchen dicht an die Magenwandungen an und greifen zum Teil, wie Fig. 31 (*ls*), S. 54 zeigt, um den Magen herum. Es tritt dann bald eine Ungleichheit im Wachstum ein, dergestalt, daß das linke Säckchen sich beträcht-

lich stärker entwickelt. Die Gestalt des linken Säckchens bei einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Larve ist in Fig. 33, S. 56 zu sehen. Durch die teilweise Umfassung der vorderen Magenwand ist eine Sonderung in zwei Lappen eingetreten. Über die Lage der Leberöffnungen und den feineren Bau der Leberzellen auf diesem Stadium geben Fig. 66, S. 102 und Fig. 72 (*loe*) S. 110 Auskunft. Der Querschnitt Fig. 66, S. 102 ist hart am Ösophagus vorbei geführt und hat dabei die beiden symmetrisch gelegenen Leberöffnungen getroffen. Wie weit nach vorn die Öffnungen gelegen sind, läßt Fig. 72 erkennen. Nach der Lage der Öffnungen zu schließen handelt es sich hier ohne Zweifel um die von GUTHEIL mit loe_1 und loe_2 bezeichneten Leberöffnungen. (Vgl. Nr. 70, Fig. 3, 4, S. 454 und Fig. 60*a, b*, S. 522). Sie sind auch auf dem genau median gelegenen Sagittalschnitt, Fig. 74, S. 114 (*loe*) getroffen. Von GUTHEIL ist für die ausgewachsene *Anodonta* noch eine dritte Leberöffnung loe_3 beschrieben worden, deren Zustandekommen meines Wissens noch bei keiner Muschel in der Ontogenese beobachtet wurde. Auch im vorliegenden Fall konnte aus Mangel an passenden Stadien die erste Anlage nicht verfolgt werden. Bei einer jungen Muschel von 3,1 mm Länge war sie noch nicht zu finden. Verhältnismäßig umfangreich war sie hingegen schon bei einer solchen von 5,7 mm Länge, und zwar lag sie auf der linken Magenseite etwas hinter dem äußeren Zipfel der Magenfalte. Sie stand erst mit zwei Lebertuben in Verbindung.



Fig. 75.

Anlage der Lebersäckchen *ls* in Gestalt symmetrischer Ausstülpungen von Entodermsäckchen *es*. *pg*, Pedalganglion; *lf*, Larvenfadenrest. Vergr. 400 : 1.

Bemerkenswert ist noch der an den zuletzt bezeichneten Schnittfiguren hervortretende Fortschritt in der histologischen Differenzierung der Lebertuben. Zwar bauen sich die einzelnen Säckchen noch aus einer einheitlichen Zellart auf, es macht sich jedoch eine massenhafte Einlagerung von dunkel gefärbten Tröpfchen bemerkbar. Wahrscheinlich haben wir es hier mit Jugendformen der von GUTHEIL eingehend

beschriebenen Fermentzellen zu tun. Über die Deutung der schwarzen Tröpfchen vergleiche man bei GUTHEIL, S. 529ff. Das Lumen der Säckchen ist von einem feinen Netzwerk von Secretfäden erfüllt, die sich bis in den Magen hinein erstrecken.

8. Gemeinsame Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen.

Die älteren Untersuchungen von F. SCHMIDT und SCHIERHOLZ (Nr. 53, 51) enthalten nur wenige Angaben über die Entwicklung der genannten Organe. SCHMIDT beobachtete zuerst die kleinen Nierenbläschen zu beiden Seiten des Enddarms parasitierender Larven. Er führt sie auf Zellen zurück, die »jederseits im Embryo vorhanden, zwischen den seitlichen Gruben und dem hinteren Schalenrand durch die Leibeshöhle ziehen«. (Nr. 53, S. 219.) FLEMMING (Nr. 17) und RABL (Nr. 47) hatten beide diese Zellen bei ihren Studien über die Embryonalentwicklung schon beobachtet. RABL leitete sie mit Bestimmtheit von Mesoderm ab. Demnach hielt sich F. SCHMIDT auch für berechtigt, die Niere als ein Derivat des mittleren Keimblatts anzusprechen. Letzterer hat zudem die Anlage des Herzens, als einen Zellring, der den Enddarm umlagere, beschrieben. SCHIERHOLZ vermochte 1888 diese Befunde kaum zu erweitern. 1895 kam LILLIE (Nr. 43) zu dem Ergebnis, daß der bei den jungen Larven zu zwei Flügeln ausgewachsene primäre Mesoblast bei der Einfaltung der Larve jederseits in zwei Abschnitte zerfällt, von denen der eine sich vom Entodermsäckchen bis zu den Rändern der seitlichen Gruben erstreckt, während der andre von der hinteren Wand der seitlichen Gruben bis fast an die hintere Körperwand reicht. Von letzterem schreibt er S. 66: »A special wing of the mesoblast may be seen on each side behind the lateral pits. According to SCHMIDT, these cells are the fundament of the organ of BOJANUS«.

Nachdem von TÖNNIGES bei *Paludina vivipara* (Nr. 107), von MEISENHEIMER bei *Limax*, *Dreissensia* und *Cyclas* (Nr. 82, 84, 85) eine gemeinsame ectodermale Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen beobachtet war, hat HARMS auch für die Unioniden das gleiche Verhalten beschrieben (Nr. 25). Jene von LILLIE näher bezeichnete Anlage der Nieren hat er »vom Glochidium an weiter zurückverfolgt« (S. 358). Er kam zu dem Resultat, daß sie »einen vom Ectoderm nicht zu scheidenden Bestandteil der jungen Larve bilden, »daß die Zellen nichts mit dem Mesoderm zu tun haben«. Er belegt diese Auffassung mit einer Reihe von Figuren (Nr. 25, Fig. 6, 6 *a*, 7, 8, 19), welche scheinbar in hohem Grade dieselbe zu stützen geeignet sind.

Wie schon S. 34 hervorgehoben wurde, hat mir das Studium dieser Verhältnisse große Schwierigkeiten bereitet. Hier machte sich, besonders bei der Frage nach der Herkunft der in Rede stehenden Anlagen der Mangel einer genaueren Darstellung der späteren Embryonalentwicklung der Unioniden bemerkbar. Daß mir eine solche nicht möglich war, ist schon eingangs erwähnt worden. Was sich jedoch an dem von mir aus jener Periode verarbeiteten Material in bezug auf jene Frage beobachten ließ, glaubte ich dieser Darstellung um so weniger vorenthalten zu dürfen, als sich bald in mehr als einer Beziehung Zweifel

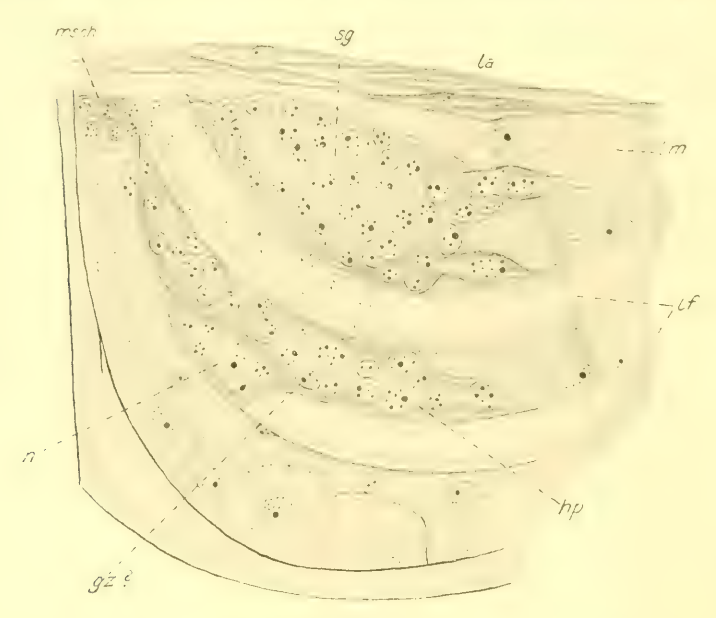


Fig. 76.

Totalansicht der definitiven Organanlagen im hinteren Abschnitt der rechten Hälfte eines jungen Glochidiums. *sg*, seitliche Gruben; *n*, Nierenanlage; *hp*, Anlage von Herz und Pericard; *gz*?, Genitalzelle; *la*, larvaler Adductor; *lm*, larvale Mantelzellen; *lf*, Larvenfaden. Vergr. 420 : 1.

an einer ausschließlich ectodermalen Herkunft von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen erhoben.

Meine Beobachtungen beziehen sich zunächst einmal auf die Ausbildung der aus dem primären Mesoblasten hervorgegangenen Mesodermflügel. Weder Meisenheimer noch Harms haben die Entwicklung dieser Streifen genauer verfolgt, was eigentlich unerläßlich war, wenn die vom Mesoderm gesonderte Entstehung der gemeinsamen Anlage von Niere, Herz und Pericard bewiesen werden sollte. Ich verweise hier auf die bereits bei der Betrachtung der Embryonalentwicklung (S. 18,

S. 26, S. 31) geschilderte frühe Ausbildung der Mesodermstreifen und möchte insbesondere auf die Fig. 13, S. 20, 15, S. 22, 19, S. 26, 20, S. 26 und 21, S. 27 aufmerksam machen. Es wurde schon an jener Stelle die Aufmerksamkeit auf den streng symmetrischen Aufbau der Mesodermflügel gelenkt und auch betont, daß lange Zeit beiderseits am hintersten Abschnitt der Flügel, dort wo zuerst nach dem Eintritt des primären Mesoblasten eine symmetrische Teilung stattfindet, zwei durch ihre Größe sich auszeichnende Zellen zu finden sind. In Fig. 20, S. 26, *mes*, schicken sie sich gerade zu einer Teilung an, während sie in Fig. 21, S. 57, *n* mit einigen kleineren Zellen jederseits einen be-

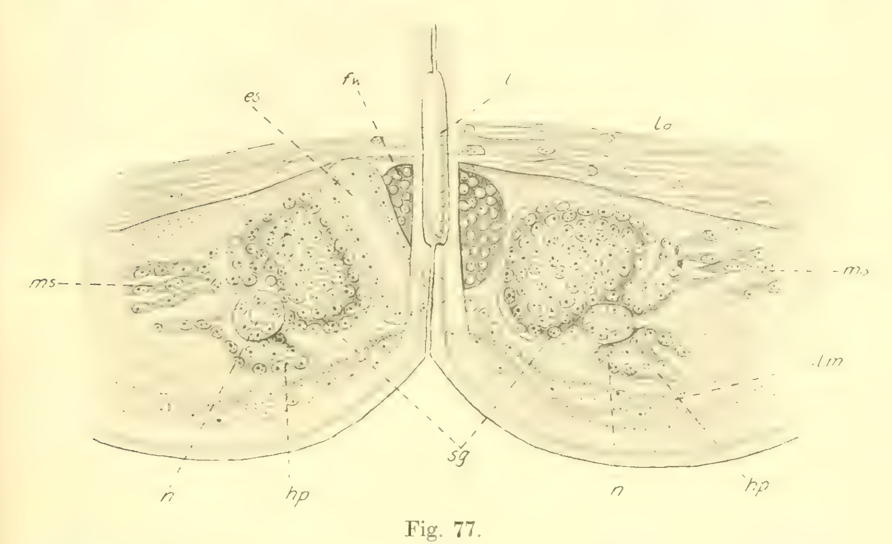


Fig. 77.
Totalansicht des hinteren Abschnittes eines völlig ausgereiften Glochidiums. *fw*, Fußwulst; *es*, Entodermsäckchen; *sg*, seitliche Gruben; *n*, Nierenbläschen; *hp*, Anlage von Herz und Pericard; *ms*, symmetrische Haufen von Mesenchymzellen. Vergr. 250 : 1.

sonderen Komplex in den Flügeln bilden. Fig. 15, S. 22 zeigt im Totalbild die Lage der Mesodermstreifen zu den übrigen Organen der jungen noch nicht eingefalteten Larve. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß sich außer den Mesodermstreifen im hinteren Larvenabschnitt keinerlei definitive Organanlagen befinden. Fig. 76, S. 118 zeigt uns nun die Verhältnisse bei einem eben eingefalteten Glochidium in dorsaler Aufsicht auf die rechte Schalenhälfte. Die Hauptmasse des definitiven Zellmaterials gehört dem Bezirk der rechten seitlichen Grube (*sg*) an. An ihrem hintersten Rande fallen zwei Zellstränge (*hp*, *n*) ins Auge, die beide bis an die larvalen Mantelzellen reichen. Zwischen ihnen zwängt sich der Larvenfaden hindurch. Über der seit-

lichen Grube sind sie zu einer gemeinsamen Basis verschmolzen, in der einige ausnehmend große Kerne sichtbar sind. An dieser Stelle sei an die schon vorne zitierte Angabe LILLIEs erinnert, daß bei der Einfaltung des larvalen Mantels die Mesodermstreifen jederseits in zwei Abschnitte zerfallen. In Fig. 77 ist die hintere Region eines reifen Frühjahrs-Glochidiums von *Anodonta* zur Darstellung gelangt, ebenfalls wie Fig. 76 in dorsaler Aufsicht. Leicht zu erkennen sind Fußwulst (*fw*), Entodermsäckchen (*es*) und die seitlichen Gruben (*sg*). Von den seitlichen Gruben ziehen (in Fig. 76 erst eben angedeutete) Gruppen von Mesenchymzellen (*ms*) nach außen gegen die larvalen Mantelzellen. Die wichtigen hinteren Zipfel (*hpn*), die ehemaligen Mesodermstreifen, haben eine auffallende Umgestaltung erfahren. An

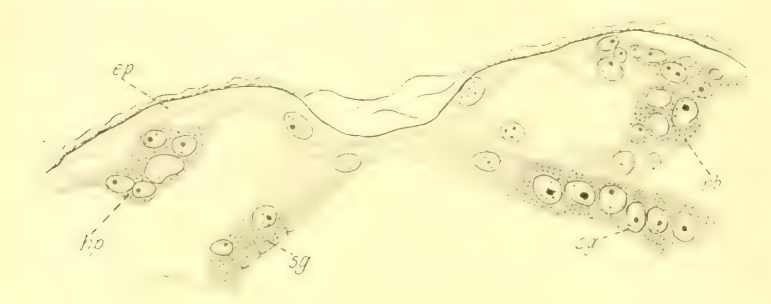


Fig. 78.

Gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere im Querschnitt durch ein junges Glochidium. Links hinterster Zipfel der Herz- und Pericardanlage, rechts Nierenanlage. Vergr. 698 : 1.

Stelle der ehemalig großen Kerne liegt je ein kompaktes Bläschen (*n*), das sich aus den stark angewachsenen hinteren Zipfeln isoliert hat. (Es sei mit Rücksicht auf Fig. 76 auch die Deutung vorbehalten, daß nur der im Bild am weitesten links liegende große Kern das Bläschen (*n*) bildet und daß der Kern rechts später einem andern wichtigen Organ den Ursprung gibt. Jedoch ließ sich sein Schicksal nicht genau verfolgen). Auch sei besonders darauf aufmerksam gemacht, daß der Zusammenhang der hinteren Zipfel (*hp*) mit dem Ectoderm ein engerer geworden ist. — Wie stellen sich die hier zunächst an Totalbildern geschilderten Verhältnisse an Hand von Schnittfiguren dar? Es kommen für diese Frage in Betracht die Fig. 24, 25, S. 32 und Fig. 78—80, S. 120 ff. Fig. 24, S. 32, die einen Querschnitt durch die hintere Region eines jungen Glochidiums darstellt, zeigt beiderseits zwei stark gefärbte Zellstreifen (*hpn*), die scheinbar dem Ectoderm der äußeren Schicht des larvalen Mantels entstammen. In der Tat könnte man sich durch

derartige Bilder leicht täuschen lassen, wenn man nicht genau die ganze Schnittserie verfolgte. Fig. 78, S. 120 gibt einen Schnitt wieder, der etwas schräg durch den hintersten Abschnitt eines Herbstglochidiums geführt ist. Hier möchte man wieder versucht sein, die kleine Zellgruppe (*hp*) links als eben aus dem Ectoderm hervorgeknospt zu bezeichnen. Daß dem in Wahrheit nicht so ist, beweist zweierlei: 1. Auf den weiter nach vorn gelegenen Schnitten rücken die bezeichneten definitiven Zellen immer mehr vom Ectoderm ab in den Mantelraum hinein. Es treten dann plötzlich in dem Streifen — nichts andres stellen jene Zellen in Summa dar, *hp* in Fig. 78, S. 120 links bildet nur seinen hintersten Zipfel — rechts und links zwei kompakte, mehr



Fig. 79.

Querschnitt durch die linke gemeinsame Organanlage eines ausgereiften Glochidiums. Sekundäre Verschweißung der Anlage mit dem ectodermalen, äußeren Mantelepithel *ep*. Vergr. 698 : 1.

oder weniger isolierte Zellhäufchen (n) auf, die bei älteren Glochidien schon ein kleines Lumen umschließen. Dazu vgl. Fig. 78 *n* rechts, Fig. 25, S. 33 (*n*) links, Fig. 79 und 80. Daß dieser Streifen identisch ist mit jenem, den wir bei der Betrachtung der Totalfig. 76, 77 als hintersten Zipfel des ursprünglichen Mesodermstreifens herleiteten, dürfte ohne Zweifel sein.

2. Bei jungen Glochidien trifft man nicht selten auf Querschnitten folgendes Bild an: Der Larvenfaden drängt sich in der einen Schalenhälfte zwischen die äußere Mantelschicht und den hintersten Zipfel des Streifens *hpn*, so daß letzterer gar nicht mit dem Ectoderm in Berührung kommt. In der andern Schalenhälfte liegt der Streifen jedoch dicht dem Ectoderm an.

So sehr im Vorstehenden primäre genetische Beziehungen der Strei-

fen *hpn* zum Ectoderm bestritten wurden, jene vielmehr direkt ihrer Entstehung nach auf die aus dem primären Mesoblasten entstandenen Mesodermstreifen zurückgeführt wurden, so wenig läßt sich für die weitere Entwicklung ein sekundäres Verschmelzen der Streifen mit dem Ectoderm leugnen. Fig. 79 weist die Schweißstelle (*hp*) im Querschnitt, Fig. 80 dieselbe im Sagittalschnitt auf. Zu erwähnen sind schließlich noch die beim Stadium der in Fig. 77 zuerst beobachteten Gruppen von Mesenchymzellen. Fig. 25, S. 33 rechts und Fig 80, lassen sie auch im Schnittbild hervortreten.



Fig. 80.

Gemeinsame Organanlage im Sagittalschnitt eines überwinterten Glochidiums. *sg*, seitliche Grube; *nb*, Nierenbläschen; *hp*, Herz- und Pericardanlage. Vergr. 698 : 1.

Das Studium der Anodontenentwicklung in der parasitischen Periode lehrt, daß sich aus den in den vorhergehenden Ausführungen mit *n* bezeichneten Bläschen die Nieren der Muschel entwickeln, daß die Zellhaufen (*hp*) das Material für Herz, Pericard und Geschlechtsorgane liefern, somit auch die ursprünglich noch nicht gesonderten Streifen *hpn* die paarigen gemeinsamen Anlagen von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen darstellen. Es lassen sich daher die bei den eignen Beobachtungen über die frühe Anlage der genannten Organe gezeitigten Ergebnisse kurz folgendermaßen zusammenfassen: »Im Verlauf der *Anodonta*-Entwicklung gehen Nieren, Herz, Pericard und Geschlechtsorgane aus einer paarigen, gemeinsamen Anlage hervor, die beiderseits in Form von Streifen im hin-

tersten Abschnitt der jungen Larve ruhen. Diese Streifen leiten sich nicht vom Ectoderm ab, sondern sind direkt auf die aus dem primären Mesoblasten entstandenen Mesodermstreifen zurückzuführen.«

Während diese Befunde prinzipiell mit den älteren Angaben von RABL, SCHMIDT und den neueren von LILLIE übereinstimmen, stehen sie zu den Ergebnissen HARMS in scharfem Gegensatz. Dabei unterscheiden sich die rein objektiven Befunde HARMS, wie sie zum Teil in dessen Figuren 6, 6 *a*, 7 und 19 niedergelegt sind, zunächst kaum von den meinigen. So dürfte HARMS Fig. 6 *a* und 7 (*Unio, Margaritana*) wohl mit meiner Fig. 78, dessen Fig. 6 mit Fig. 25, S. 33 ohne weiteres verglichen werden. (Allerdings bereitet jene in HARMS Fig. 6 [*Unio*] mit *mz* als Mesodermzellen angesprochene kompakte Zellengruppe insofern in der Deutung einige Schwierigkeit, als sie vielleicht mit dem Nierenbläschen *n* in HARMS Fig. 12 [*Unio*] oder meiner Fig. 25, S. 33 [*Anodonta*] identisch sein dürfte). In bezug auf die Möglichkeit einer irrtümlichen Beurteilung der Schnittbilder, gerade was Bau und Herkunft der Anlagen *hpn* anbetrifft, verweise ich hier auf das schon weiter oben Gesagte. Es wäre ja nicht ausgeschlossen, daß bei dem von HARMS bearbeiteten Material bereits die sekundäre Verschmelzung der Anlagen mit dem Ectoderm eingetreten war und somit die genetischen Beziehungen jener Anlagen zu den Mesodermstreifen schon verdeckt waren. Es besteht hingegen die Frage, in welchen Bestandteilen des jungen Glochidiums HARMS die rein mesodermalen Elemente zu erkennen glaubte. S. 358 schreibt er, nachdem gerade vorher von den Zellenhaufen der gemeinsamen Anlagen die Rede war: »Nirgends habe ich einen Zusammenhang mit den Mesodermflügeln, die in unmittelbarer Nähe, nur etwas weiter nach vorn in der Larve liegen, feststellen können.« Daraus dürfte sich folgern lassen, daß die »Mesodermflügel«, wie sie HARMS beschreibt, identisch sind mit den Gruppen von Mesenchymzellen, wie sie Fig. 76, S. 118, Fig. 77, S. 119 aufweisen, also Zellen, die erst im späteren Verlauf der Embryonalentwicklung auftreten und nur einen geringen Abschnitt der aus dem primären Mesoblasten entstandenen Mesodermstreifen bilden oder gar völlige Neubildungen darstellen. Auch MEISENHEIMER, das sei vorweg genommen, scheint für die Mesodermstreifen der *Dreissensia-trochophora* schon früher die gleiche Deutung wie HARMS vertreten zu haben. Daraus würde am ehesten seine Nr. 84, S. 32 ausgesprochene Ansicht verständlich sein, »daß die Urmesodermzellen nur Muskel und Bindegewebe liefern«. Wenn es vom embryologischen Gesichtspunkt aus schon als auffällig bezeichnet

werden müßte, daß eine, im jungen Embryo so symmetrisch und stark ausgebildete Anlage wie die Mesodermstreifen (man vgl. meine Fig. 19, 20, 21, 76, 77, S. 26, 27, 118, 119, sowie MEISENHEIMERS Schema von den frühen Teilungen des II. Somatoblasten Nr. 84, S. 32) nur Muskeln und irreguläres Bindegewebe liefern sollten, so scheint es mir für die *Anodonta*-Larve geradezu ausgeschlossen, daß im Verlauf der späteren Embryonalentwicklung, also etwa zur Zeit der Einfaltung der larvalen Mantelzellen, aus dem schon hoch differenzierten Ectoderm heraus noch die wichtigen Anlagen für Niere, Herz und Pericard entstehen sollten. Ich glaube jedenfalls mit Bestimmtheit sagen zu dürfen, daß auf dem Stadium der Fig. 15, S. 22 außer den Streifen *hpn*, die aus dem primären Mesoblasten hervorgegangen sind, keine besondere ectodermale Anlage mehr vorhanden ist. Daß sie in späterer Zeit noch gebildet werden sollte, will mir erst recht nicht als annehmbar erscheinen.

MEISENHEIMER hat außer für *Dreissensia* auch für *Cyclas cornea* eine ectodermale Herkunft der Anlagen von Herz, Pericard und Niere nachzuweisen versucht, im letzteren Fall entgegen den früheren, lange Zeit unangetasteten Ergebnissen von H. E. ZIEGLER. Schon 1885 hatte ZIEGLER in seiner »Entwicklung von *Cyclas cornea Lam.*« in einem besonderen Abschnitt, betitelt: »Die Differentiation der Mesodermstreifen«, S. 551 ff., dargelegt, wie Genitalzellen, Nierenbläschen, Pericardialbläschen direkt aus dem paarigen Mesodermstreifen hervorgehen. Somit schließen sich die hier für *Anodonta* vorgelegten Befunde im Wesentlichen eng an die ZIEGLERS an. Er hat auch die »Mesodermmutterzelle« (Polzelle des Mesoderms) vermutet und in seinen Figuren darauf hingewiesen. (Vgl. Nr. 111, Fig. 6, 9, 12 *b*.) Ich möchte nicht unterlassen, auf die Ähnlichkeit zwischen ZIEGLERS Fig. 6 und meiner Fig. 13 hinzuweisen. Anscheinend hat aber ZIEGLER in Fig. 6 auch das Schalendrüsenfeld mit den Entomeren verwechselt. Wenn MEISENHEIMER in seiner Nachuntersuchung bei vergleichenden Betrachtungen zu dem Ergebnis kommt, daß die gemeinsame Anlage von Herz, Pericard, Niere und Genitalorganen »scharf von allen übrigen Zellkomplexen zu unterscheiden« sei, daß sie »stets durch direkte Wucherung aus dem Ectoderm entsteht, nachdem die Form des Embryos in seinen wesentlichen Zügen bereits angelegt ist« (Nr. 85, S. 425), so kann ich selbst für *Cyclas*, so sehr ich dem ersten Teil dieser Behauptung zustimme, den zweiten nicht anerkennen. Die Beweiskraft der allein für die Frage der Herkunft der gemeinsamen Anlage in Betracht kommenden Fig. 1 (Nr. 85, Taf. XXIX) wird stark abgeschwächt durch den Umstand,

daß Meisenheimer bei *Cyclas* die Mesodermstreifen überhaupt nicht untersucht hat, wohingegen Zieglers Ausführungen darin wurzelten, die Differentiation der so oft genannten Organe aus den Mesodermstreifen darzutun. — Ehe wir uns in diesen kurzen, vergleichenden Betrachtungen zu den Gastropoden wenden, sei noch auf ein auffälliges Verhalten der gemeinsamen Anlage bei *Dreissensia* (Meisenheimer, Nr. 84, S. 97) aufmerksam gemacht. Während bei allen übrigen daraufhin untersuchten Lamellibranchiern, ja sogar bei *Paludina* (Nr. 87) und *Planorbis* (Nr. 88) die Anlage paarig-symmetrisch oder wenigstens, wie im letzten Fall, angedeutet paarig-symmetrisch auftritt, soll sie bei *Dreissensia* zunächst unpaar genau in der Medianebene des Körpers gelegen sein. Insofern soll sie nach Meisenheimer jedoch schon eine streng bilateral symmetrische Lage aufweisen.

Bei *Limax maximus* hat Meisenheimer zum erstenmal (Nr. 81, Nr. 82) »den Ursprung von Herz und Niere aus einer besonderen, ectodermalen Anlage abgeleitet«, wie er selbst (Nr. 84, S. 96) sagt, »bei aller Sicherheit der Beweisführung mit einer gewissen Zurückhaltung«. Die Anlage war unpaar und asymmetrisch. Fast gleichzeitig kam Tönniges (vgl. Nr. 87, auch Nr. 106, Nr. 107) für *Paludina vivipara* zu dem Ergebnis, daß hier das Mesoderm nicht aus Urmesodermzellen seinen Ursprung nehme, sondern durch massenhafte Einwanderung aus dem Ectoderm entstehe, insofern auch die gemeinsame Organanlage ectodermalen Ursprungs sei. Schließlich hat Pötzsch bei *Planorbis corneus* die fraglichen Verhältnisse eingehend untersucht. Sie sind für die hier für *Anodonta* vertretene enge Verwandtschaft von gemeinsamer Organanlage und Mesodermstreifen von besonderem Interesse, da Pötzsch, obgleich er keine direkte Entscheidung trifft, sich sehr dieser Ansicht zuzuneigen scheint. Das dürfte aus seiner ganzen Arbeit, unter anderm aus der folgenden Stelle hervorgehen, wo es heißt (Nr. 88, S. 414, 415): »Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, ist es mir nicht möglich, sicher zu entscheiden, ob die Nieren, Pericard und Herzanlage aus dem Ectoderm oder aus der Zelle *D* herstammt. Für eine Entstehung aus dem Ectoderm sprechen Bilder, die einen sehr engen Zusammenschluß der Anlage mit dem Ectoderm zeigen, so daß eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist. Dagegen spricht das Aussehen der Zellen der Anlage, die überall den Mesodermzellen aufs genauste gleichen, für eine Verwandtschaft mit letzteren.«

In obigen Ausführungen ist absichtlich mit Nachdruck Wert auf die Frage nach der Herkunft der gemeinsamen Anlage von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorganen gelegt worden. Es geschah dies hin-

gegen keineswegs, um die Keimblätterlehre einseitig zu betonen, insbesondere nicht, um die Existenz des mittleren Keimblattes in starrer Weise zu vertreten. Man könnte in unsrem Fall ja einwenden, daß die Urmesodermzellen und mit ihnen die Mesodermstreifen letzten Endes ectodermaler Herkunft seien. Es wurde ferner in diesen Ausführungen schon darauf hingewiesen, daß eine sekundäre Verschmelzung der gemeinsamen Organanlage mit dem Ectoderm stattfindet.

Dennoch scheint mir ein wohl zu beachtender Unterschied darin zu beruhen, ob jene wichtigen Organe schon zu Beginn der Embryonalentwicklung in der *D*-Zelle und ihren Abkömmlingen vorgebildet werden und später erst mit dem Ectoderm verschmelzen oder ob sie erst als besondere, aus dem Ectoderm hervorwuchernde Primitivanlagen entstehen, »nachdem die Form des Embryos in seinen wesentlichen Zügen bereits angelegt ist«. (Nr. 85, S. 425). Bei der Besprechung der Cölomentwicklung wird auf Meisenheimers Annahme von ectodermalen Primitivanlagen noch zurückzukommen sein.

Nachtrag: Nachdem die vorliegende Untersuchung im Manuskript bereits abgeschlossen vorlag, erschien soeben eine Arbeit Naefs (Nr. 120), in welcher dieser Autor, gestützt auf seine Befunde an Gastropoden und Cephalopoden, im Zusammenhang mit der Cölomfrage auf eben die Probleme eingeht, welche uns im vorstehenden Kapitel beschäftigt haben. Nachdem er (S. 381) darauf hingewiesen hat, daß die Anlagen des »Cölomsystems« immer im Analkomplex der Embryonen zu finden sind, heißt es weiter: »Diese Partie, welche in einer Weise, die der Entstehung des Annelidenrumpfes bis zu einem gewissen Grad vergleichbar ist . . . . . enthält im Innern in unmittelbarer Nähe des Afters auf frühen Stadien die Urmesodermzellen, welche aus sich durch Teilung jederseits einen Zellenhaufen entstehen lassen, den wir den Mesodermstreifen der Anneliden mit gutem Grund homolog setzen und in welchem durch Spaltung auf späteren Stadien das Cölom gebildet wird (Fig. 6). Die Cölomanlage liegt in dem meist sehr engen Spaltraume zwischen Entoderm und Ectoderm dem letzteren besonders dicht an, so daß er auf manchen Schnittpräparaten der verschiedensten Molluskenembryonen fast als Wucherung des Ectoderms erscheint, welche Täuschung noch verstärkt wird, wenn an der Stelle oder in deren unmittelbarer Nähe die Begrenzung des Ectoderms eine unsichere ist (von mir gesperrt). Dies ist aber häufig der Fall, da das Ectoderm dieser Stadien fortgesetzt durch Einrücken von Zellen ins Blastocöl Mesenchym entstehen läßt.

Ich habe aber auch von *Paludina*, *Bythinia* und *Planorbis* entsprechende sowie auch jüngere und ältere Stadien gesehen, bei denen nicht nur das Ectoderm völlig scharf gegen das Mesoderm abgegrenzt ist, sondern auch eine färberische Verschiedenheit der Cölomanlage vom angrenzenden Ectoderm deutlich wird.«

Diesen Ausführungen NAEFs, die in allem Wesentlichen mit den meinigen durchaus übereinstimmen, habe ich kaum noch etwas hinzuzufügen. Es sei jedoch noch besonders darauf hingewiesen, daß NAEF bei *Paludina* anscheinend die Urmesodermzellen schon gesehen hat; anders wäre seine Fig. 6a kaum zu deuten. Ich stimme mit NAEF auch darin überein, daß im späteren Verlauf der Entwicklung mesenchymatische Zellelemente die ursprünglich rein mesodermalen Organanlagen umlagern, bzw. einhüllen. Wenn wir auch die erste Anlage des Mesoderms bei den Cephalopoden noch nicht kennen und wir den durch den Dotterreichtum der Eier bedingten eigenartigen Verhältnissen in der Furchung Rechnung tragen müssen, so dürften wir doch zu dem Schluß berechtigt sein, daß wir heute einer einheitlichen Auffassung über die Anlage und Entwicklung der Organe des »Cölomsystems« im Stamm der Mollusken wesentlich näher gekommen sind. (Vgl. die Ausführungen über die Cölomfrage S. 153.)

9. Niere.

Die kleinen kugeligen Zellhäufchen *n*, wie sie das Glochidium als erste Anlage der Niere aufweist (vgl. Fig. 25, S. 33, Fig. 77—80 *n* oder *nb*), treten mit Beginn des Parasitismus bald in die Weiterentwicklung ein. Das mitunter bei völlig ausgereiften Glochidien schon angedeutete Lumen innerhalb der jungen Anlagen (Fig. 80 *nb*) erweitert sich sehr früh, so daß bald zu beiden Seiten des Enddarms je ein Nierenbläschen gelegen ist, das beständig an Größe zunimmt. In Fig. 81 *nb* sind sie in einem Querschnitt durch eine 13 Tage parasitierende Larve zur Darstellung gelangt, rings umlagert von Zellen, die am Aufbau von Herz und Pericard Anteil nehmen. Nach 21 tägigem Parasitismus sind sie, wie Fig. 82 zeigt, schon bedeutend weiter ausgebildet. Hier hat auch bereits eine histologische Differenzierung eingesetzt, indem sich zahlreiche Vacuolen im Plasma der Zellen bemerkbar machen. Die Kerne sind verhältnismäßig groß und mit einem starken Nucleolus versehen. Die Säckchen wachsen allmählich immer mehr in die Länge. Dabei biegen sie mit ihren dorsalen Enden scharf nach innen unten um, sodaß sich jetzt jederseits ein äußerer und ein innerer Schenkel unterscheiden lassen. Das größte Lumen des Säckchens befindet sich bei

diesem Stadium in den äußeren Schenkeln, den ältesten Teilen der Organanlage. Die inneren Schenkel nähern sich in der Folgezeit einander mehr und mehr und verschmelzen schließlich, gegen Ende des parasitischen Lebens, völlig unterhalb des Enddarms, wie es Fig. 83, S. 129 veranschaulicht. Im histologischen Bild besitzen die Nierenzellen des reifen Parasiten schon jetzt die typische, flache vacuolenreiche Gestalt. In den Präparaten fallen sie durch ihre schwache Färbbarkeit sofort ins Auge.

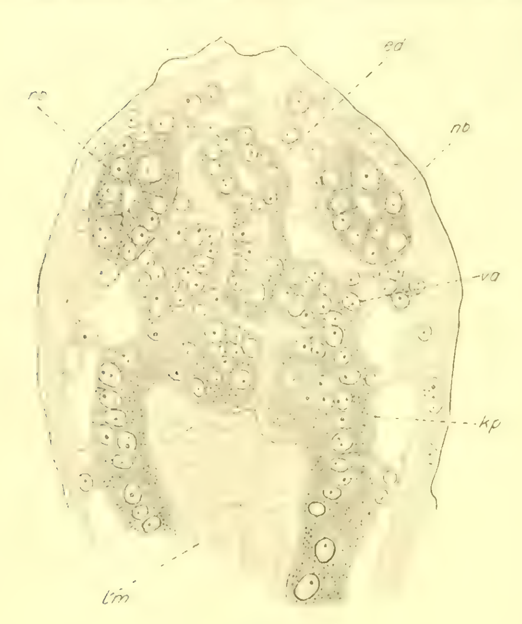


Fig. 81.

Nierenbläschen *nb* im Querschnitt durch eine 13 Tage parasitierende Larve. Vergr. 400 : 1.

Nunmehr schreitet die Nierenentwicklung in zwei Richtungen sehr schnell fort. Zunächst wachsen die äußeren Schenkel, nach einer Längsstreckung der ganzen Anlage, in Gestalt rundlicher Röhren, ventral etwas nach vorn, und biegen darauf in einem scharfen Winkel dorsalwärts nach vorn innen um. Anderseits wächst der durch die Kommunikation der inneren Schenkel entstandene Nierenabschnitt, der eine immer flachere Gestalt annimmt, nach vorne aus, und bildet jederseits außen an seinem vordersten Rand einen schmalen Zipfel, der im rechten Winkel zur Längsachse der Mantelhöhle zustrebt. Noch vor Beendigung des parasiti-



Fig. 82.

Nierenbläschen *nb* bei einer 21 Tage parasitierenden Larve. *ed*, Enddarm; *ep*, äußeres Mantelepithel; *hr*, hinterer Retractor; *ph*, Phagocyten (Querschnitt). Vergr. 581 : 1.

schen Lebens gelangen nun die ventral von unten aufsteigenden röhrenförmigen Abschnitte der äußeren Schenkel auf der Höhe des flachen kommunizierenden Ganges der inneren an. Sie drängen sich dicht am Vorderrand des Ganges vorbei und treffen an die ventrale Wand des Pericards, durchbrechen sie und öffnen schließlich ihr Lumen gegen das des Herzbeutels. Fig. 88 und 89 *nspr* zeigen uns beide Öffnungen bei einer eben ausgeschlüpften jungen *Anodonta*, nebst den langen Cilien der Wimperflammen, die in der »Nierenspritze« (in der Literatur auch Nephridialtrichter oder Reno-Pericardialgang genannt) bereits ausgebildet sind. Mit diesem Ergebnis widersprechen meine Befunde der Darstellung HARMS, der mit einem Stadium, das meiner Fig. 83 gleichkommen dürfte, die Nierenentwicklung in der parasitischen Periode abgeschlossen sein läßt und alle Vorgänge, die zur Ausbildung der Nierenspritze und der Ureteröffnungen führen, in die nachparasitische Zeit verlegt. Über den genauen Zeitpunkt des Durchbruchs der Ureteröffnungen liegen mir keine bestimmten Daten vor; ich glaube jedoch, mit Rücksicht auf den vorhin angeführten Befund nicht fehl zu gehen, wenn ich ihn ebenfalls kurz vor das Ende des parasitischen Lebens verlege. Dann wäre mit dem Beginn des freien Lebens die Funktionsmöglichkeit des Exkretionsorganes gegeben.



Fig. 83.
Kommunikation der Nierenbläschen *nb* bei einer 31 Tage parasitierenden Larve. kp_3, drittes Papillenpaar der inneren Kieme. Übrige Bezeichnung wie Fig. 82. (Querschnitt.) Vergr. 333 : 1.

In den ersten Wochen der nachparasitischen Periode treten die bisher nur in der ersten Anlage begriffenen, und daher sehr schwer zu verfolgenden Nierenverhältnisse mit immer größerer Deutlichkeit hervor. Das möge Fig. 84, die einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer 4—5 Wochen alten jungen *Anodonta cell.* darstellt, veranschaulichen. Sie zeigt auf beiden Seiten deutlich den flachen, dorsal

gelegenen Nierenabschnitt *ng* und rechts vor allem den röhrenförmigen absteigenden Schenkel *nsch* mit dem im spitzen Winkel nach der Dorsalseite umwendenden aufsteigenden Schenkel *ns*. Fig. 85, die auf Grund der Schnittserie, aus der auch Fig. 84 stammt, nach einem zunächst graphisch im Aufriß entworfenen, dann frei in Plastilin rekonstruierten Modell gezeichnet wurde, läßt in besserer Übersicht die gleichen drei Abschnitte unterscheiden, nämlich:

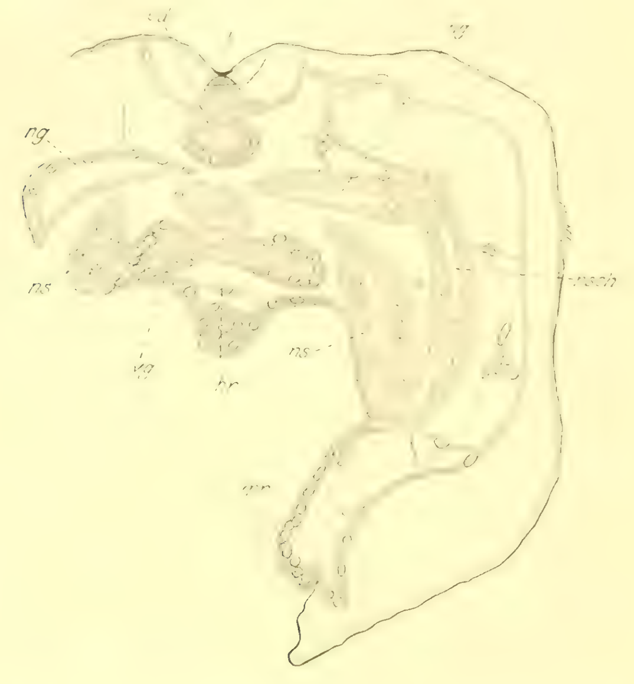


Fig. 84.

Querschnitt durch die hintere Körperhälfte einer 6—7 Wochen frei lebenden jungen Muschel. Ausbildung von Nierensack *ns* und Nierengang *ng*. *ed*, Enddarm; *vg*, Visceralganglion; *mr*, Mantelrand; *l*, Ligament. Vergr. 420 : 1.

1. Einen oberen flachen Abschnitt, der vorne an seinem ältesten Teil, der Stelle der ehemaligen Nierenbläschen, ein einheitliches Lumen besitzt, mit zwei Zipfeln (Ureter) in die Mantelhöhle mündet, sich nach hinten aber in zwei gesonderte, flache Gänge (Nierengänge) spaltet.

2. Zwei absteigende röhrenförmige Schenkel, die in einem scharfen Winkel sich hinten von den flachen Nierengängen ventralwärts biegen (Schenkel der späteren Nierenschleifen).

3. Zwei schräg nach innen aufwärts steigende Schenkel (Nieren-

säcke), die teilweise von dem einheitlichen Lumen der Nierengänge umschlossen werden und sich in das Pericard öffnen (Nierenspritzen).

Bis zu diesem Stadium reichen schon die Beobachtungen von HARMS. Nach den Angaben von MEISENHEIMER (vgl. Nr. 84, S. 107) verläuft die frühe Ausbildung der Niere bei *Dreissensia* ganz ähnlich.

Wenn nach obiger Zusammenfassung im großen und ganzen ein Vergleich mit den Hauptabschnitten des ausgewachsenen Organs möglich war (das zuletzt von RANKIN ausführlich untersucht wurde), so boten sich doch bisher noch große Schwierigkeiten den Aufbau und das Zustandekommen der »Nierenschleifen« des BOJANUSschen Organs zu verstehen, die RANKIN in einzelne Kammern aufteilte. Neuerdings hat nun ODHNER in seinen »Untersuchungen über die Nephridien« (Nr. 120, S. 324, Fig. 17) ein Habitusbild des linken Nephridiums einer 7 mm langen *Anodonta cygnea* wiedergegeben und damit ein bisher unbekanntes Stadium aus der Ontogenie der *Anodonta*-Niere aufgedeckt, das wohl geeignet ist, die Lücke zwischen dem oben abgebildeten Stadium und dem ausgewachsenen Organ zu verringern. Aber noch ehe ODHNERS Arbeit erschien, war es im Verlauf der vorliegenden Arbeit infolge glücklicher Funde gelungen, die Reihe der Stadien zu vervollständigen und wichtige Befunde über das Zustandekommen der Schleifen zu sichern. Heute darf die Überführung der Stadien im Wesentlichen als geschlossen gelten, zumal da gleichzeitig durch W. FERNAU, der im hiesigen Institut das BOJANUSsche Organ der ausgewachsenen *Anodonta* einer eingehenden Untersuchung unterzogen hat, die Nephridien meiner 5,7 mm langen *Anodonta piscinalis* rekonstruiert wurden.

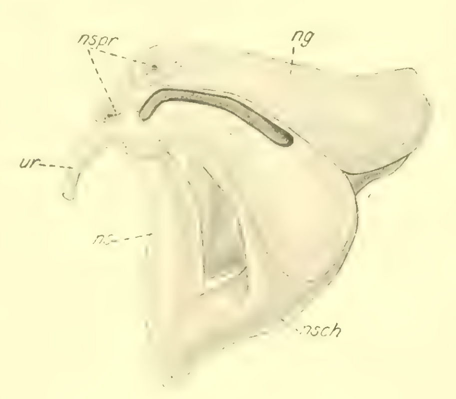


Fig. 85.

Rekonstruktion der Niere vom Stadium der Fig. 84. *ur*, Ureter; *ng*, Nierengänge vorn in Kommunikation; *nsch*, absteigender Ast, der spätere die Nierenschleife bildet; *ns*, Nierensack mit Nierenspitze *nspr*.

In Fig. 86, S. 132 ist eine von mir angefertigte Rekonstruktion der Niere einer 2,06 mm langen *A. cellensis* zur Darstellung gelangt. Beim Vergleich mit Fig. 85 fällt zunächst die bedeutende Längsstreckung der Nierensäcke und Gänge ins Auge. Die ganze vordere Partie mit Nierenspritzen und Uretern hat außer einem gleichmäßigen Wachs-

tum keine Umgestaltung mehr erfahren, auch die Kommunikation der Gänge ist erhalten geblieben. Wesentlich verändert haben sich hingegen die beiden röhrenförmigen absteigenden Schenkel. Die Schenkel sind nach vorn außen verlagert und bilden infolgedessen einerseits mit den Gängen, anderseits mit den Säcken zwei Schleifen, von denen die oberen die vollkommeneren sind. Im ganzen besitzen die Schleifen jederseits drei Wendepunkte *a*, *b*, *c*. Im linken Nephridium macht sich schon die Anlage eines letzten vierten bemerkbar. Für das Zustandekommen der Schleifen ist sehr wahrscheinlich die jeweilige Lage des hinteren Adductors maßgebend. Im vorliegenden Falle erstreckt er sich zwischen *a* und *c* von einer Schalenseite zur andern. Den hin-

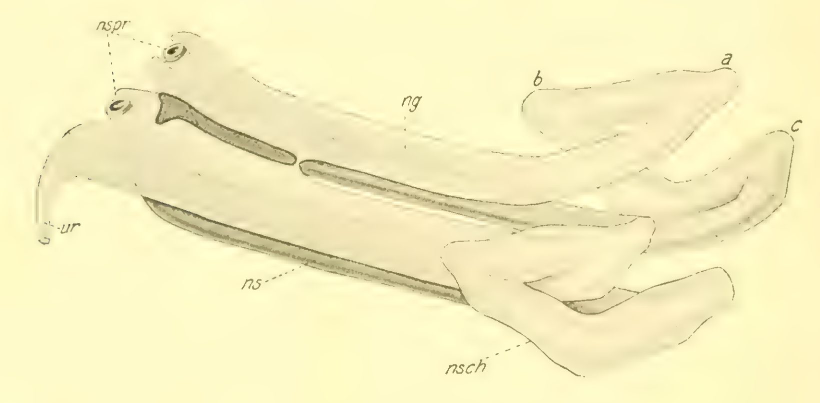


Fig. 86.

Rekonstruktion der Niere einer 2,06 mm langen, 1,3 mm hohen *Anodonta cell.* Die Schleifen *nsch* sind bereits in ihren wesentlichen Zügen angelegt. Übrige Bezeichnung wie Fig. 85.

teren Retraktoren kommt anscheinend kein wesentlicher Einfluß auf die Gestaltung der Schleifen zu.

Histologisch läßt sich bereits ein scharfer Unterschied zwischen den Epithelien der Gänge und Säcke feststellen. Im ganzen oberen Teil bis zum Wendepunkt *a* findet sich äußerst flaches Epithel, während in den Schleifen und Säcken ein einheitliches kubisches Epithel auftritt. Das legt die Vermutung nahe, daß zwischen Nierenschleifen und Säcken kein organischer Unterschied besteht. Von den zahlreichen Falten, die beim ausgewachsenen Tier die Wandungen der Schleifen und Säcke dicht bedecken und die Untersuchung außerordentlich erschweren, war noch keine Spur vorhanden. Sie treten erst im weiteren Verlauf der Entwicklung auf.

Beim Vergleich der Fig. 86, mit Fig. 17, S. 324 bei Odhner

muß es auffällig erscheinen, daß bei der 7 mm langen Muschel nur »eine kurze, lateral gelegene, nach unten geschlagene Schleife« jederseits dargestellt ist. Wenn auch im großen ganzen der Verlauf der Schleifenschenkel übereinstimmt, so vermisse ich in ODHNERS Figur die beim 2,06 mm langen Tier schon deutlich ausgeprägten Überschneidungen der Schenkel gegen Gang und Sack. Meine Schnittserien durch ältere Stadien sowohl wie auch die Rekonstruktion des Herrn FERNAU lassen erkennen, daß die Verhältnisse in der Schleifengegend des 7 mm Stadiums nicht so einfach liegen können, wie sie ODHNER wiedergegeben hat.

10. Herz und Pericard.

Die Untersuchung der Herz- und Pericardentwicklung bildet wohl den schwierigsten Abschnitt der hier behandelten Entwicklungsgeschichte von *Anodonta*. Die nur geringes Zellenmaterial umfassende embryonale, Anlage lagert, wie wir bereits im 8. Kapitel der Organbildung erfuhren, im hintersten Abschnitt des Glochidiums beiderseits hinter den seitlichen Gruben (Fig. 77, S. 119, *hp, n*). Schon bald nach Beginn der parasitischen Lebensperiode füllt sie den geringen Raum der primären Leibeshöhle aus, der zwischen Mantel, Niere und Enddarm zur Verfügung steht. Selbst bei Anwendung starker Systeme ist es recht schwierig, aus einem Gewirr feiner, meist langgestreckter Zellen jene richtenden und ordnenden Vorgänge zu erschließen, die aus der ursprünglich paarigen Anlage das einheitliche Gefüge von Pericard und Herz rund um den Enddarm entstehen lassen. Es ist mir nicht möglich gewesen, über diese ersten Vorgänge zu einem unbedingt sicheren, abgeschlossenen Ergebnis zu gelangen. In Anbetracht der mühsamen Beschaffung eines vollkommenen Materials glaubte ich bei meiner immerhin beschränkten Zeit in der vorliegenden Untersuchung mehr Gewicht auf eine spezielle Frage der späteren Herzentwicklung legen zu sollen, von der unten noch ausführlich die Rede sein wird.

Die älteren Angaben von F. SCHMIDT und SCHIERHOLZ über die Herzentwicklung sind so spärlich, daß sie kaum mehr in Betracht kommen, seit HARMS seine umfangreichen Resultate veröffentlicht hat. Sie betreffen sowohl *Anodonta* als auch *Unio* (Nr. 21—25)

HARMS kam bei den so nahe miteinander verwandten Formen zu sehr verschiedenen Ergebnissen. Die *Anodonta* betreffenden seien zunächst kurz zusammengefaßt. Aus der paarigen »ectodermalen Wucherung« sondern sich zu Anfang die Nierenbläschen. »Die übrig bleibenden Zellhaufen vermehren sich nun beständig . . . , sie streben dem

Enddarm zu . . . und umgeben ihn schließlich in Form eines dicken Zellenringes. Alle diese Prozesse, die zur Bildung des Zellringes führen, spielen sich in den ersten Tagen des parasitären Lebens der Larve ungemein schnell ab. Dann aber ist während der ganzen Dauer des Parasitismus keine weitere Veränderung an ihm wahrzunehmen . . . . . . Schickt sich die Larve an, die Cyste zu verlassen, so wird . . . ungemein schnell Herz und Pericard . . durch einen sehr einfachen Prozess gebildet.« (Nr. 25, S. 363 364). Die beiden wesentlichsten Züge der Darstellung HARMS beruhen darin, daß einmal schon zu Beginn der parasitischen Periode durch den allseitig geschlossenen Zellring (vgl. Nr. 25, Fig. 21, Textfig. *C. a.* S. 366) das Herzlumen abgegrenzt wird, daß ferner das Pericardium erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve infolge einer inneren Aufspaltung des gesamten Ringes entsteht.

Für den Beginn der Herz- und Pericardentwicklung kann ich die Ergebnisse HARMS durchaus nur bestätigen. Aus den gemeinsamen Organanlagen des Glochidiums sondert sich am ehesten beiderseits das Nierenbläschen. Ich erinnere an die Ausführungen S. 119, insbesondere sei auf die Fig. 76, 77 und 80, 25 (*nb*) hingewiesen. Die für Herz und Pericard zurückbleibenden Elemente der Anlagen rücken nun mit einsetzender parasitischer Lebensweise ein wenig weiter nach vorn, bewegen sich dabei mehr und mehr medianwärts an beide Seiten des gleichzeitig gebildeten Enddarms. Bei einer 45 Tage dauernden Infektion dürfte der Afterdurchbruch etwa am 13.—15. Tag erfolgen. Es sei dies Beispiel angeführt, um darzutun, daß die nun zu erwähnende Umfassung des Enddarms seitens der jungen Herz- und Pericardanlagen wohl nicht so früh stattfindet, als man nach den Angaben HARMS über die Ringbildung anzunehmen geneigt sein möchte. Allerdings macht sich schon frühzeitig in den sich beständig vermehrenden Zellhäufchen das Bestreben bemerkbar, die dem Darm zugewandte Seite der Darmoberfläche entsprechend abzurunden. Auf Querschnittbildern durch diese Stadien tritt dies durch sichelförmige Gestalt der betreffenden Partien hervor. (Vgl. z. B. HARMS Nr. 25, Fig. 20 *hp*.) Später nähern sich die entsprechenden Zipfel der rechten und linken Seite immer mehr, dabei geht dieser Vorgang ventral vom Enddarm ungleich schneller von statten als dorsal. In Fig. 87 ist ein Querschnitt zur Darstellung gelangt, bei dem dies deutlich hervortritt. Rechts und links vom Enddarm (*ed*), dorsal und ventral vom äußeren Mantelepithel (*ep*), bzw. Epithel der Nierenbläschen (*nb*) begrenzt, sind die innen sichelförmig geschweiften Anlagen (*hp*) sichtbar. Im Centrum der Anlagen ist beiderseits ein kleines Lumen (*p*) angedeutet. Ich fand solche Lu-

mina im Gegensatz zu Harms bei mehreren meiner Stadien, noch bevor dorsal vom Enddarm eine Verschmelzung der Anlagen erfolgt war. Trotzdem es mir für den weiteren Verlauf der Entwicklung nicht möglich war, das Schicksal dieser Lumina im einzelnen zu verfolgen, stehe ich doch nicht an, sie als echtes Pericardiallumen aufzufassen. Wir hätten somit auch bei *Anodonta* das Auftreten von Pericardialbläschen konstatiert, noch bevor das Herzlumen endgültig von der primären Leibeshöhle abgegrenzt war. In der Tat habe ich während der ganzen ersten Hälfte des parasitischen Lebens bei meinen Larven keinen dorsalen Verschluß des Herzlumens, keine Bildung eines geschlossenen massiven Herzringes beobachten können. Die Umfassung des Darmes wurde erst vollständig, nachdem seitlich bereits Pericardialbläschen gebildet waren.

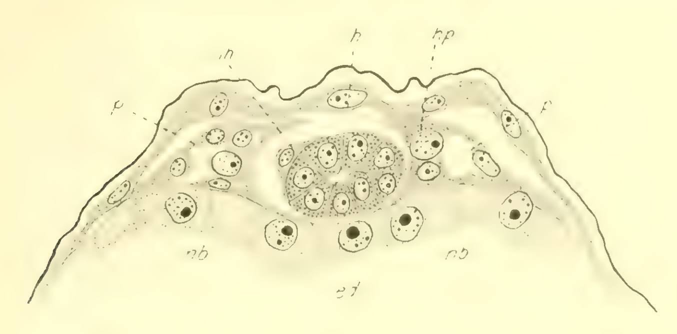


Fig. 87.

Herz und Pericardanlage bei einer 31 Tage parasitierenden Larve im Querschnitt. *ed*, Enddarm; *p*, Pericardialbläschen; *h*, Herzlumen; *ih*, Zelle, die sich am Aufbau der inneren Herzwand beteiligt; *nb*, Niere. Vergr. 581 : 1.

Zudem ist mir eine langandauernde Ruhepause, wie sie Harms für die Herz-Pericardialentwicklung beschreibt, nicht aufgefallen. Im Gegenteil war ich durch die Tatsache überrascht, daß schon bei einer 41 Tage parasitierenden Larve, 5 Tage vor dem Verlassen der Cyste, im wesentlichen die Anlage des Herzens nebst dem Pericard vollendet war. So ließ sich unter anderm einwandfrei die Nierenspritze mit ihrer Wimperflamme nachweisen. Die Fig. 88 und 89, beides Querschnitte durch eine soeben ausgeschlüpfte junge Muschel, mögen uns ein Bild der fraglichen Verhältnisse auf diesem Stadium geben. Es sind Schnitte derselben Serie, 89 liegt nahe vor 88, die Schnittrichtung ist etwas schräg. In Fig. 88 sind links die Verhältnisse am klarsten zu überschauen. Das untere Pericardiallumen (*up*) ist durch die einmündende linke Nierenspritze (*nspr*) genügend gekennzeichnet. Darüber treten zwei

langgestreckte, den Darm mit einem Lumen (*h*) umfassende Zellen der Herzwand hervor. Wahrscheinlich ist zwischen ihnen gleichzeitig die



Fig. 88.

Herz und Pericard im Querschnitt durch eine eben ausgeschlüpfte junge Muschel. *h*, Herz; *op*, *up*, oberer und unterer Pericardialraum; *nspr*, linke Nierenspritze. (Schnitt etwas schräg.) Vergr. 581 : 1.

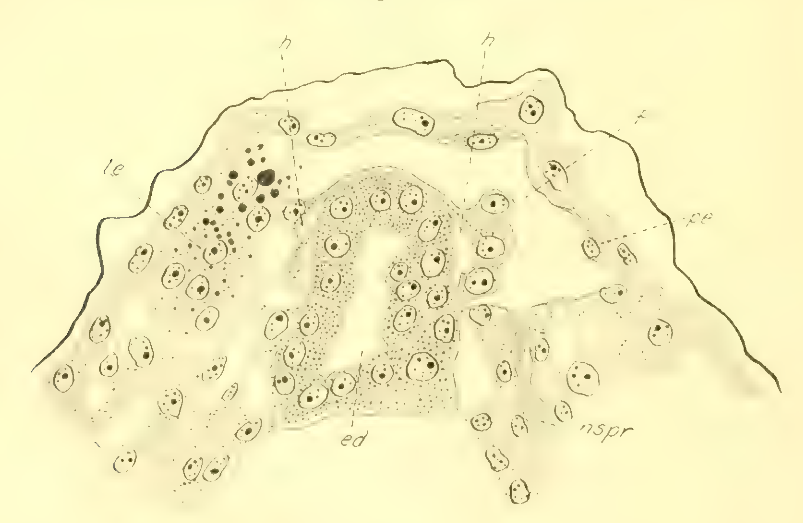


Fig. 89.

Schnitt der gleichen Serie wie Fig. 88, etwas weiter nach vorn. *p*, vereinigter Pericardialraum; *nspr*, rechte Nierenspritze; *ed*, Enddarm. Vergr. 581 : 1.

erste Anlage des Vorhofs (*vh*) getroffen. Dem äußeren Mantelepithel (*ep*) am nächsten liegt der obere Pericardialraum. In Fig. 89 tritt dieser

obere Pericadialraum noch deutlicher hervor, allerdings geht er hier ohne weiteres in den unteren über, da der Schnitt vor den Vorhöfen geführt ist. Beachtenswert ist ferner die Einmündung der rechten Nierenspritze. Vom Herzen sind nur die vordersten Ausläufer (*h*) getroffen. (Zugleich ist auf der linken Seite der hinterste Zipfel des linken Lebersäckchens berührt.) Es dürfte somit nach den eben mitgeteilten Befunden feststehen, daß die junge ausschlüpfende Muschel alle wesentlichen, zur Funktion notwendigen Bestandteile von Herz und Pericard mitbringt, was eigentlich kaum besonders hervorgehoben zu werden brauchte, wenn sich in der Literatur nicht die Angabe fände, daß bei



Fig. 90.

Herz *h* und Pericard *p* bei einer 4 Wochen frei lebenden jungen Muschel. *l*, Ligament; *le*, Leber; *f*, Fuß; *nspr*, Nierenspritze; *kp*, Kiemenpapille. Vergr. 420 : 1.

Anodonta die letzte Differenzierung von Herz- und Pericardanlage erst zu Beginn des freien Lebens stattfinde (Nr. 25, S. 374). Wie sich für *Anodonta* im einzelnen die Ausbildung des Pericards vom Stadium der Fig. 87 bis zum Stadium der Fig. 88, 89 gestaltet, konnte nicht genauer festgestellt werden, dazu war es mir auch nicht möglich, die Anlage der Vorhöfe zu verfolgen. Ihr Auftreten kompliziert gerade die Übersicht jener an und für sich schon so subtilen Verhältnisse in starkem Maße.

Mit Eintritt in das freie Leben setzt bei der jungen Muschel auch ein lebhafter Ausbau von Herz und Pericard ein. Kaum bei einem andern Organ macht sich die allgemein auftretende Ausdehnung der

Gewebe so bemerkbar, als gerade beim Herzen. Das veranschaulicht neben den Figuren 24, 37—39 bei HARMS (Nr. 25) auch die beifolgende Fig. 90. Die Wandungen von Herz (*h*) und Pericard (*p*) bilden auf dieser Altersstufe anscheinend äußerst feine Membranen, denn sie erscheinen im Schnittbild nur als zarte Linien, denen hin und wieder ein Kern angelagert ist. In Fig. 90 rechts ist wieder die Mündung des Nierensacks in das Pericard getroffen.

Bis zu diesem Stadium etwa sind wir bisher überhaupt erst über die Herzentwicklung der Lamellibranchier unterrichtet gewesen. Darum dürfte es geboten sein, hier zunächst einige vergleichende Bemerkungen einzuschalten, ehe wir in der speziellen Betrachtung bei *Anodonta* fortfahren.

Es wurde bereits oben schon kurz erwähnt, daß HARMS auch die Herzentwicklung von *Unio*, der *Anodonta* nächstverwandten Muschel untersucht hat. Er kam hier zu einem wesentlich andern Ergebnis. »Bei *Unio* spalten sich zunächst die ursprünglich einheitlichen Anlagen jederseits in zwei Zipfel, je einen dorsal und ventral vom Enddarm gelegenen. Die beiden ventralen stoßen unter dem Enddarm zusammen, verschmelzen und bilden durch Längsaufspaltung den unteren Pericardialraum. Der obere Pericardialraum soll nach einem völlig andern Modus zustande kommen. (Man vgl. Nr. 25, Textfig. *D, b*, S. 366.) Die dem Enddarm zugewandten Enden der dorsalen Zipfel verschmelzen direkt miteinander, »die abgewandten Teile der beiden oberen Zellenmassen wachsen nun dorsal und nach innen einander entgegen und bilden so die obere Pericardialblase« (S. 367). Die übrigen Figuren der vorhin bezeichneten schematischen Übersicht bei HARMS machen uns mit den Entwicklungsmodi des Herzens zweier weiterer Lamellibranchier bekannt. H. E. ZIEGLER hatte 1885 eingehende Angaben über die Ausbildung von Herz und Pericard von *Cyclas cornea* gemacht. Diese Mitteilungen veranlaßten KORSCHELT und HEIDER in ihrem Lehrbuch (Nr. 77, S. 970), sowie MEISENHEIMER, als er die gleichen Verhältnisse bei *Dreissensia* (Nr. 84, S. 104) einer eingehenden Untersuchung unterwarf, ZIEGLERS Befunde in Schemata niederzulegen. Als MEISENHEIMER 1901 bei *Cyclas* eine Nachuntersuchung vornahm, konnte er in der Hauptsache die Ergebnisse ZIEGLERS nur bestätigen. Die Eigenartigkeit der Herz- und Pericardialentwicklung von *Cyclas* besteht darin, daß aus den massiven gemeinsamen Organanlagen beiderseits vom Enddarm zunächst je ein Pericardialbläschen entsteht, das bald von außen her eine Einstülpung zur Bildung der Vorhöfe erfährt. Darauf findet über und unter dem Enddarm eine Kom-

munikation der Pericardialbläschen statt, wodurch jetzt erst das Herzlumen endgültig zum Abschluß gelangt. Es tritt also das Pericardiallumen auf, ehe noch das Herzlumen allseitig abgeschlossen ist. Der von MEISENHEIMER für *Dreissensia* aufgestellte Typus, wie er sich in Textfig. 6, Nr. 84, S. 104 oder Textfig. *B*, Nr. 25, S. 366 schematisch niedergelegt findet, läßt die beiden Organe gerade in umgekehrter Reihenfolge auftreten. Die von HARMS für *Anodonta* gegebene Darstellung schließt sich dem *Dreissensia*-Typus MEISENHEIMERS aufs engste an. Hingegen ist es nicht zu verkennen, daß das von HARMS für *Unio* aufgestellte Schema (Textfig. *D*, Nr. 25, S. 366) mehr Ähnlichkeit mit dem ZIEGLERschen *Cyclas*-Typus als dem *Dreissensia*-Typus MEISENHEIMERS aufweist. Es fragt sich sogar, ob nicht erneute Untersuchungen bei *Unio* eine noch engere Anlehnung an den *Cyclas*-Typus ergeben würden, als sie bei HARMS zum Ausdruck kommt. Zu dieser Vermutung veranlassen mich die Angaben HARMS über die Bildung des oberen Pericardialraumes. Während bei allen uns bekannten Mollusken das Pericardiallumen durch Auseinandertreten oder — was im Grunde genommen das gleiche ist — durch Aufspaltung ursprünglich solider Zellhaufen entsteht, soll bei *Unio* das Lumen des oberen Pericardialraumes (der untere entsteht ganz normal!) durch eine Art Umbiegung der oberen Anlagen zustande kommen. Es heißt Nr. 25, S. 361 (vgl. dazu Nr. 25, Fig. 13, 14, Taf. 13): »An dem oberen Strang (*p*) fällt auf, daß er sich dorsalwärts umzubiegen beginnt und damit den ersten Schritt zur Bildung des Pericards tut«. Ferner in bezug auf Fig. 14: »... wo die Umbiegung der beiden dorsalen Stränge soweit vorgeschritten ist, daß sie schon die ectodermale dorsale Schalenauskleidung erreicht haben« und weiter: »Sie wachsen beständig weiter, bis sie sich dorsal vom Enddarme treffen und dann verwachsen«. — Sei dem wie es auch sei, es beansprucht allein der Umstand, daß die sich verwandtschaftlich so überaus nahe stehenden Formen wie *Anodonta* und *Unio* eine derartig verschiedene Herz- und Pericardentwicklung haben sollten, unsere Aufmerksamkeit. Wir wissen aus den übrigen Kapiteln der Organentwicklung, daß sonst große Übereinstimmung zwischen beiden Formen besteht. Zudem sei daran erinnert, daß meine, wenn auch geringen Beobachtungen bei *Anodonta* deutlich darauf hinweisen, daß auch hier die Verhältnisse eher dem *Cyclas*- als dem *Dreissensia*-Typus entsprechen.

Vergleicht man überhaupt einmal die von HARMS und MEISENHEIMER gegebenen Schnittfiguren mit den daraus abgeleiteten Schemata über den Entwicklungsmodus, so wird man, da überall das Resultat

das gleiche ist, wohl den Schluß wagen dürfen, daß der Wert der letzteren immerhin nur ein relativer genannt werden kann. Allein für *Cyclas* scheint mir bisher eine völlige Übereinstimmung von Schnittbild und Schema vorzuliegen. Die überaus klaren Figuren, welche MEISENHEIMER (Nr. 85, Taf. XXIX) gibt, schließen in diesem Fall jeden Zweifel aus.

Nicht ohne Interesse dürfte für unsre Betrachtungen ein kurzer Überblick über die betreffenden Verhältnisse bei den Gastropoden sein.

Bei *Limax maximus* tritt nach MEISENHEIMER (Nr. 82, 1898) zuerst die Herzhöhlung und dann erst das Pericard auf. *Paludina vivipara* weist nach TÖNNIGES und OTTO (Nr. 107, Nr. 87, 1898, 1906) Verhältnisse auf, die sehr an *Cyclas* erinnern. Aus zwei soliden Anlagen entstehen zwei Pericardialbläschen, die später zu einem einheitlichen Pericardium kommunizieren. Das Herz legt sich in einer Falte der Pericardwand an. Bei *Planorbis corneus* entwickelt sich weder das Pericard aus dem Herzen (*Limax*) noch das Herz aus dem Pericard (*Paludina*), sondern beide Organe entstehen nach PÖTZSCH (Nr. 88, 1904) gleichzeitig. »Ebenso wie bei *Paludina* legt sich das Herz als Rinne an«. Somit bildet *Planorbis* gleichermaßen eine Übergangsstufe zwischen den beiden Extremen *Paludina* und *Limax*[1].

Wenn wir nunmehr, über das Maß der bisherigen Kenntnis hinaus, in der Betrachtung der Herz- und Pericardentwicklung von *Anodonta* fortfahren, so werden uns in der Hauptsache zwei Fragen beschäftigen. Einmal ist zu untersuchen, ob die bisher für *Cyclas*, *Dreissensia*, *Anodonta* und *Unio* aufgestellten Schemata überhaupt die gesamte Herz- und Pericardanlage berücksichtigt haben, oder ob nicht vielmehr ein wichtiger Bestandteil des ausgewachsenen circumrectalen Herzens dabei völlig unbeachtet blieb. Zum andern werden wir Stellung zu jener alten Streitfrage nehmen müssen, ob den Mollusken, speziell den Lamellibranchiaten eine dem Cölom der Anneliden homologe, sekundäre Leibeshöhle zuzuschreiben sei, ob insbesondere das Pericardium der Muscheln als solche in Frage kommt.

Wie schon weiter vorn erwähnt, dehnen sich zu Beginn des freien Lebens die Wände von Herz und Pericard zu feinen Membranen aus, wie sie Fig. 90, S. 137 im Querschnitt (*h, p*) aufweist. Zu dieser Zeit lassen sich auch die Vorhöfe in den Präparaten deutlich erkennen. Einzelheiten über ihre Anlage ließen sich an meinem Material kaum beobachten; desgleichen ist mir auch die allerfrüheste Anlage der

[1] Bei der Durchsicht der Korrekturen stieß ich im Lehrbuch der vergl. Histol. von K. C. SCHNEIDER S. 541 auf eine Notiz, die für *Anodonta mutabilis* die innere Herzwand bereits erwähnt.

Hauptgefäße entgangen. Bei etwa 2 mm langen Muscheln ließ sich zum erstenmal ein kurzer Ansatz der vorderen dorsalen und hinteren ventralen Aorta feststellen. Wahrscheinlich tritt bei jüngeren Stadien das Blut durch entsprechende Öffnungen direkt in die primäre Leibeshöhle ein.

Gerade mit dem Studium der Herzverhältnisse bei meinen jungen Muscheln von 0,7—3,1, von 5,7 und 7—9 mm Länge beschäftigt, stieß ich bald auf die mich höchlichst überraschende Beobachtung, daß sehr wahrscheinlich *Anodonta* wie *Unio* eine innere, das Herzlumen von der Darmmuscularis sondernde Herzwand zukäme. Bei der immerhin nicht geringen Bedeutung, welche diesem Befunde, falls er sich im weiteren Verlauf dieser Darstellung begründen lassen sollte, für die heute herrschende Auffassung des circumrectalen Lamellibranchierherzens und seiner phylogenetischen Herleitung zukommt, sei gleich auf die wichtigsten Angaben in der Literatur eingegangen.

In Nr. 84, S. 104 wendet sich MEISENHEIMER gegen die Darstellung, die in KORSCHELT-HEIDERS Lehrbuch von der Herzentwicklung bei *Cyclas* gegeben ist. Wenn wahrscheinlich der KORSCHELT und HEIDER gemachte Vorwurf überhaupt hinfällig ist (MEISENHEIMER hat offenbar das Peritonealepithel mit der inneren Herzwand verwechselt, wohingegen bei KORSCHELT und HEIDER überhaupt nur Peritonealepithel und Ventrikelwand unterschieden werden), so war mir die Bemerkung von besonderem Interesse, daß »das Herzinnere in unmittelbarer Berührung mit der Darmwandung« sei. Von voraufgegangenem Studium meiner Schnittserien war mir hingegen in der Erinnerung, daß gerade in der Herzgegend im Lauf der Entwicklung rings um das rein entodermale Darmepithel herum eine Zellschicht auftrat, die ihrem histologischen Aufbau nach sehr an die äußere Herzwand erinnerte. Bei der nun folgenden eingehenden Untersuchung galt es allerdings sofort, die zunächst nur vermutete innere Herzwand scharf von den Anlageelementen einer später auftretenden Darmmuskulatur zu unterscheiden. In allen mir bekannt gewordenen Untersuchungen über die Lamellibranchiatenentwicklung und den das Herz betreffenden, vergleichend-anatomischen Arbeiten, fand ich über die Anlage der Darmmuskulatur keinerlei Mitteilungen, hingegen stieß ich an zwei Stellen auf Angaben, die das Vorhandensein einer inneren Herzwand wenigstens in Frage stellen, ja in einem Fall sogar bestimmt vertreten.

In seinen Beiträgen zur Kenntnis der Nuculiden schreibt STEMPELL, als er vom vergleichend anatomischen Gesichtspunkt aus die Hypothese von der Verlagerung des Lamellibranchierherzens von der dorsalen über die circumrektale zur ventralen Lage, zum Enddarm

diskutiert (Nr. 100, S. 392): »Ferner müßte man, wenn jene Hypothese den phylogenetischen Tatsachen entspräche, bei allen Formen, wo das Herz vom Darm durchbohrt wird, innerhalb des Herzens auch die Darmwand selbst von Herzmuskulatur bekleidet finden, was aber, wie ich gezeigt habe, bei *Leda sulculata* schon nicht der Fall ist.« In einer Fußnote heißt es dann weiter: »Ich weiß sehr wohl, daß bei vielen Muscheln mit durchbohrtem Herzen tatsächlich eine solche Muskelschicht vorhanden ist (von mir gesperrt); aber alle diese Arten stellen doch zweifellos höher spezialisierte Formen dar als gerade *L. sulculata* und können daher phylogenetisch nicht mit dem gleichen Recht in Betracht kommen wie die letztere«. S. 390 schreibt er dann schließlich, »er (der Ventrikel) wird, wie schon berichtet, vom Enddarm (Nr. 100, Fig. 31 r) durchbohrt, wobei zu bemerken ist, daß der Darm innerhalb des Herzens an seiner Außenfläche nur von einem dünnen Bindegewebshäutchen, nicht aber von Muskulatur bekleidet ist«.

Demnach gibt Stempell für höhere Lamellibranchiaten unbedingt die Existenz einer den Darm umkleidenden inneren Herzwand zu. Es war mir aber nicht möglich, in der Literatur darüber Aufschluß zu finden, welche Formen Stempell bei jenem zweiten Zitat im Auge gehabt hat. Wenn Stempell schließlich für *L. sulculata* das Vorhandensein jener inneren Herzwand glaubt leugnen zu müssen, so erhebt sich doch gleich die Frage, wie denn das von ihm selbst beobachtete Bindegewebshäutchen zu deuten sei.

In der embryologischen Literatur fand ich einzig und allein in einer Arbeit Karl Ahtings über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens der Lamellibranchier, die Befunde an *Mytilus edulis* betrifft, Angaben, welche sich mit der »inneren Herzwand »befassen. So heißt es Nr. 59, S. 18 (vgl. dazu auch Ahtings Fig. 13a, 17, 18 i. H.): »Diesem Darmepithel liegen an einzelnen Stellen Mesenchymzellen auf, die sich zu endothelartigen Bildungen zu gruppieren beginnen . . . Das auf älteren Stadien völlig ausgebildete Endothel bildet die innere Wand des Ventrikels. Für die Entstehung der Endothelzellen besteht nur die Möglichkeit, daß sie auf Zellen der primären Leibeshöhle zurückzuführen sind, welche bereits vor Verwachsung der beiden Pericardialbläschen an Ort und Stelle vorhanden waren.« Seite 20 schreibt Ahting u. a.: »die innere Herzwand ist vollkommen zur Entwicklung gelangt, doch macht sich hier die Erscheinung bemerkbar, daß auf der Dorsalseite sowohl die äußere, wie die innere Herzwand sich weiter vom Darm abgehoben haben«. Endlich heißt es S. 24 noch: »Die innere Herzwand . . . ist auch hier ein durchaus einschichtiges Plattenepithel.«

Ahting führt seine Befunde an Mytilus nicht weiter aus, auch berücksichtigt er die Anlage der Darmmuskulatur nicht. Er begnügt sich im übrigen allein mit der Feststellung, »daß weder Ziegler noch Korschelt und Heider der inneren Herzwand irgendwelche Erwähnung tun« (S. 18). Wie steht es nun in der Unionidenentwicklung in bezug auf diese wichtige Frage? —

Schon auf den Schnittbildern durch die frühe Anlage von Herz und Pericard, noch während der parasitischen Lebensperiode finden sich hie und da in der Nähe des Enddarms Zellen, die sich keines-

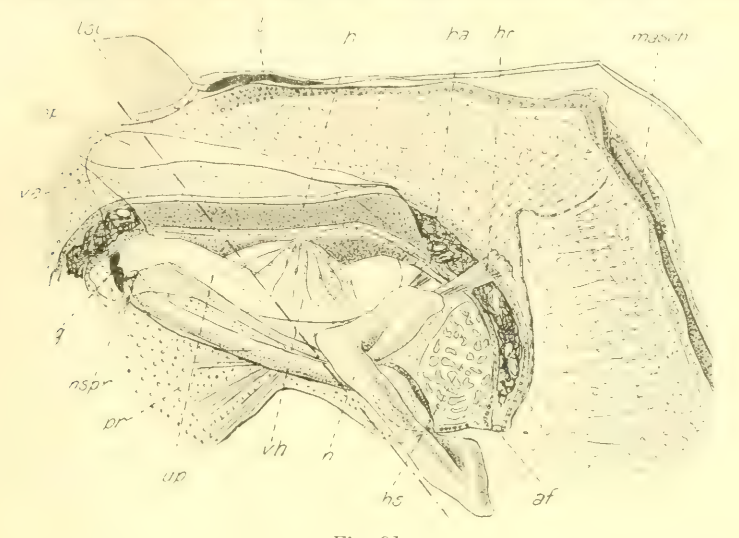


Fig. 91.

Übersicht der wichtigeren Organe im hinteren Abschnitt einer 2,59 mm langen, 1,65 mm hohen *Anodonta cellensis*. *h*, Herz; *p*, Pericard; *vh*, Vorhof; *n*, Niere; *ed*, Enddarm; *hs*, hinterer Adductor; *hr*, hinterer Retractor; *pr*, Protractor; *masch*, dorsaler Mantelschlitz; *lsl*, larvale Schale; *g*, Geschlechtsorgane.

wegs in eines der bisher vorhandenen Entwicklungsschemata einfügen lassen. Fig. 87, S. 135 zeigt uns in (*ih*) eine solche. Wenn es auch, nachdem sich mir durch die Befunde an älteren Tieren die Frage nach der Herkunft der inneren Herzwand bereits eröffnet hatte, nahe lag, derartige Zellen als Anlageelemente derselben zu betrachten, so tauchte doch sofort die weitere Deutungsmöglichkeit auf, daß sie das embryonale Material für die spätere Darmmuskulatur darstellen könnten. In der Tat habe ich auch lange in der Deutung jener Zellen geschwankt, ja, ein entscheidendes Urteil vermag ich auch heute noch nicht zu fällen. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß die Darmmuscularis erst verhältnismäßig spät auftritt. So ist z. B. in der

Fig. 74 keine Spur davon vorhanden, während hingegen das Herz schon 4 Wochen funktionsfähig war. Das bedeutet für uns in diesem Zusammenhang, daß seit dieser Zeit keine Muskelelemente die Herzdarmstrecke mehr erreichen konnten, noch in Zukunft würden erreichen können, da die Funktion einen festen Abschluß des Herzens gegen die Darmdurchbruchstellen verlangt. Wollten wir demnach die alte Vorstellung von der Herzbildung aufrecht erhalten, so müßten wir die Einwanderung der Elemente für die Darmmuscularis ganz in die frühe parasitische Periode verlegen, da ja nach HARMS schon zu dieser Zeit die Bildung des Herzringes beendet ist. Sollte sich aber die innere Herzwand eher als die Darmmuskelschicht oder doch wenigstens gleichzeitig mit ihr anlegen, so dürfte dem Ausbau beider kein Hindernis im Wege stehen. Zumal nicht der Vollendung der letzteren! Mit Beginn der Typhlosoliseinfaltung, die etwa bei 4—5 mm langen Muscheln einsetzt, wird ein weiter Raum für eindringendes Mesenchym aus der primären Leibeshöhle verfügbar, die Eintrittspforten zur Herzdarmstrecke sind ohne weiteres gegeben, wie leicht eine räumliche Vorstellung der in einander geschachtelten Organe ergibt. Hier sei vorweg bemerkt, daß später eine solche Einwanderung in der Tat stattfindet.

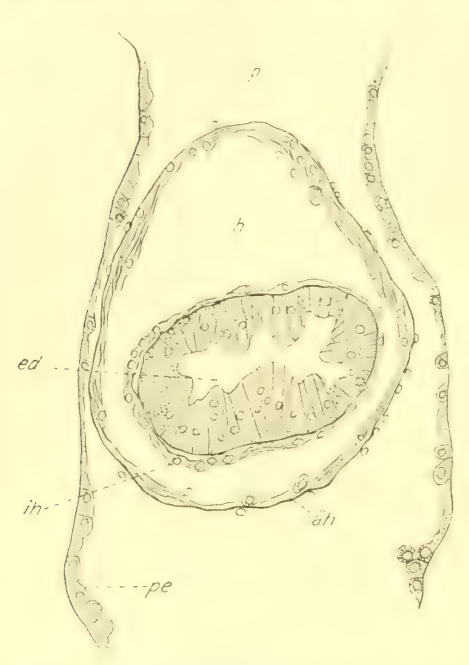


Fig. 92.

Querschnitt durch das Herz einer 5,7 mm langen *Anodonta piscinalis* mit umgebendem Pericard. *pe*, Pericardialepithel; *ih*, innere Herzwand; *äh*, äußere Herzwand. Vergr. 250 : 1.

Wenden wir uns nunmehr wieder zur Betrachtung der Befunde, so sei zunächst hervorgehoben, daß mit Beginn des freien Lebens die Zellen, welche dem rein entodermalen Darmrohr innerhalb des Herzens anliegen, immer häufiger werden, sodaß schließlich eine ganze Zellhülle zustande kommt. Bei Stadien von 2—3 mm Länge tritt dieser feine Beleg bereits deutlich hervor. Ja mitunter finden sich zwischen

dem Häutchen und dem Darmepithel schon vereinzelt neue Mesenchymzellen. Klarer und übersichtlicher liegen diese Verhältnisse jedoch erst bei etwas älteren Stadien. Wir wollen sie in folgendem bei der schon so oft erwähnten 5,7 mm langen *A. piscinalis* eingehender untersuchen. Zuvor möge uns aber Fig. 91, die nach einer 2,59 mm langen *A. cellensis* entworfen ist, im allgemeinen über Gestalt und Lage von Herz und Pericard in jenem Alter unterrichten. Im hinteren Körperabschnitt der jungen Muschel, zwischen Wirbel (*lsl*) und dem hinteren Schließmuskel (*hs*) umhüllen Herz (*h*) und Pericard (*op, up*) den geraden Abschnitt des stark mit Nahrungsresten angefüllten Enddarms. Ventral von beiden Organen erstreckt sich die Niere (*n*). Die Herzkammer (*h*) setzt sich deutlich von den Vorhöfen (*vh*) ab, (im Bild nur der linke sichtbar) und weist am vorderen, bzw. hinteren Ende dorsal und ventral vom Enddarm zwei zipfelförmige Ausläufer (*va, ha*), die vordere und hintere Aorta auf. Herz samt Vorhöfen liegen eingehüllt im Pericard, in das bei (*nspr*) die Nierenspritzen einmünden. Vor (*nspr*) befinden sich bei (*g*) auch die jungen Anlagen der Geschlechtsorgane. — Was nun die Einzelheiten des 5,7 mm Stadiums in bezug auf Herz und Pericard anbetrifft, so sei zunächst auf Fig. 50, S. 80 verwiesen, die im Querschnitt sämtliche Teile erkennen läßt. Das Herz (*h*) ist an der Stelle seiner größten Ausdehnung getroffen. Die äußere Herzwand (*äh*) hat im Vergleich zu Fig. 90, S. 137, wo sie nur eine feine Membran bildet, eine wesentliche histologische Differenzierung erfahren. Wir sehen feine Muskelfibrillen aus der Herzwand in das Herzlumen hineinragen. Central im Herzinneren ist der Enddarm (*ed*) gelegen. Er wird von einem feinen Häutchen (*ih*) umsponnen. Ventral von der Herzkammer sind links und rechts die Vorhöfe (*vh*) angeschnitten. Auch von ihren Wandungen ziehen zahlreiche Muskelfibrillen aus. Besonders deutlich gelangt im Bild der Zusammenhang zwischen dem Lumen der Vorhöfe und den Mantelreservoiren zum Ausdruck. Herzkammer wie auch Vorhöfe werden außen von der Pericardialhöhle (*p*) umgeben. Lediglich durch die Vorhöfe ist eine direkte Verbindung von Herzlumen und den Mantelreservoiren (echte Mantelhöhle) gegeben. Fig. 92 stellt einen stärker vergrößerten Ausschnitt eines Querschnittes der gleichen Serie wie Fig. 50 dar. Schnitt 92 ist jedoch eine ganze Strecke vor Schnitt 50 gelegen. Einmal ist in Fig. 92 bei stärkerer Vergrößerung ein deutliches Pericardialepithel (*pe*) zu erkennen, weniger deutlich tritt es als Bekleidung der äußeren Herzwand (*äh*) hervor. Die Muskulatur der äußeren Herzwand ist wie in Fig. 50 ersichtlich. Von besonderem Interesse ist nun für uns das Schnittbild vom Enddarm

(*ed*) und seiner Umgebung. Das hochcylindrische Darmepithel ist ohne weiteres zu identifizieren. Diesem liegt nur teilweise dicht ein feines Häutchen (*ih*) an. An einzelnen Stellen ist es deutlich vom Darmepithel abgehoben, was beim Totalobjekt auf einen vorhandenen Spaltraum schließen läßt. Gehörte nun dieses Häutchen (*ih*) zum Herzen oder stellte es nichts andres als die Anlage der späteren Darmmuskulatur dar? Auf diese Frage mußte eine Antwort erfolgen, wenn man in der Betrachtung der Schnittserien weiter nach vorn (oder auch nach hinten!) fortschreitend an die Stelle kam, wo die eigentliche Herzkammer zu Ende war und der Darm frei aus dem Herzen herausragte. Stellte das Häutchen wirklich Darmmuskulatur dar, so mußte es kurz vor (oder hinter) dem Herzen ebenso gut das Darmepithel umkleiden als auf der Herzdarmstrecke. In Fig. 93 sehen wir die Antwort für das vordere Herzende der gleichen Serie, wie Fig. 50 und 92 vor uns. Das fragliche Häutchen (*ih*) bleibt gar nicht am Darmepithel liegen. Dorsal ist es durch einen von Phagocyten durchwanderten Spaltraum vom Darmepithel getrennt, während es zu beiden Seiten **ohne weiteres** in die äußere Herzwand (*äh*) übergeht, die dadurch ventral im Bild doppelt dick erscheint. Eine Deutung dieses Befundes ist gar nicht anders möglich, als daß das Häutchen (*ih*) wirklich als innere Herzwand zum Herzen gehört und dann stellen sich die Einzelheiten der Fig. 93 folgendermaßen dar. Der Schnitt hat dorsal vom Enddarm das Herz an der Austrittstelle der vorderen Aorta (*va*) getroffen.

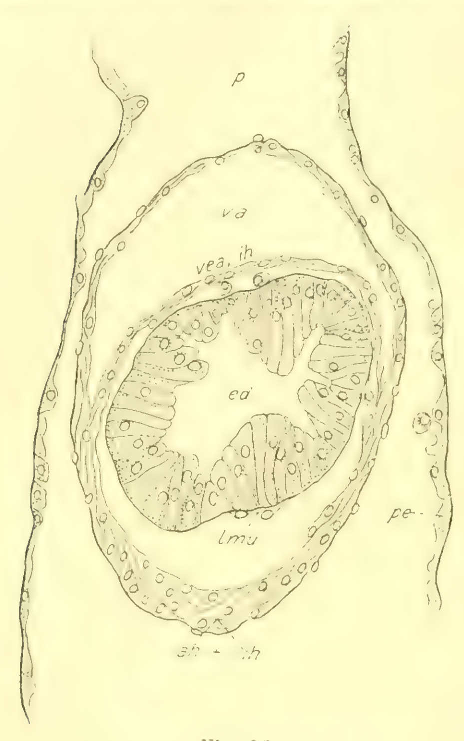


Fig. 93.

Querschnitt der gleichen Serie wie Fig. 50, 92 durch die Austrittsstelle der vorderen Aorta *va*. Die ventrale Aortenwand *vea* geht in die äußere Herzwand *äh* über und dokumentiert dadurch ihre engen Beziehungen zur inneren Herzwand (*ih*, Fig. 94). Vergr. 280 : 1.

Die äußere und innere Herzwand setzen sich hier direkt in die dorsale, bzw. ventrale Wand (*vea*) der vorderen Aorta fort. (Bei der hinteren Aorta würde gerade das Umgekehrte der Fall sein.) Ventral vom Enddarm führte der Schnitt hingegen tangential an der Übergangs-, bzw. Umschlagsstelle der inneren in die äußere Herzwand vorbei (*äh* + *ih*). Der Spaltraum zwischen Enddarm und (*vea*), bzw. (*äh* + *ih*) gehört schon der freien, primären Leibeshöhle an. Als Anlageelemente der späteren Darmmuskelschicht bemerken wir ventral, dem Darmepithel fest anliegend, zwei Mesenchymzellen (*lmu*). Derartige Zellen treten, wie weiter vorn schon bemerkt wurde, bereits bei jüngeren Stadien hin und wieder unter der inneren Herzwand auf der Herzdarmstrecke auf. Die Darmmuskulatur mag in der Folgezeit sehr bald zum Ausbau gelangen. Jedenfalls ist sie auf den Sagittalschnittfiguren 94, 95, die von einer 7,8 mm langen *Unio* stammen, schon wesentlich stärker ausgebildet als bei der zuletzt betrachteten *A. piscinalis* von 5,7 mm. Dadurch wird allerdings auf der Herzdarmstrecke zunächst die Unterscheidung von innerer Herzwand und Darmmuskelschicht erschwert. Dennoch dürfte die Klärung der von uns besonders berücksichtigten Verhältnisse gerade durch die Fig. 94, 95 gefördert werden, weil uns durch die Art der Schnittführung die fraglichen Schichten in ihrem natürlichen Zusammenhang vor Augen geführt werden. (Leider war die Schnittführung am Objekt nicht streng symmetrisch, was z. B. in Fig. 94 dadurch zum Ausdruck kommt, daß wohl der Austritt der vorderen, aber nicht derjenige der hinteren Aorta zu sehen ist. Letzterer wurde daher in Fig. 95 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt.) Herzkammer, Herzmuskulatur, oberer und unterer Pericardialraum sind in Fig. 94 deutlich zu unterscheiden, daneben tritt, zum erstenmal in der vorliegenden Darstellung, vor dem oberen Pericardialraum (*op*) die Pericardialdrüse (*pd*) hervor. Sie wurde im einzelnen nicht auf ihre Entwicklung hin verfolgt. Über den Enddarm zieht sich nun außer der Darmmuskulatur (*dmu*) die feine innere Herzwand (*ih*) und, wie es theoretisch schon gefordert war, sehen wir deutlich, besonders am hinteren Ende die äußere Herzwand in die innere umschlagen (*us*). Vorn setzen sich beide ununterbrochen in die Wandung der vorderen Aorta fort. Zudem tritt hinten an beiden Stellen (*us*) die Sonderung des Pericardialepithels von der Herzwand hervor. Dieses schlägt gerade im entgegengesetzten Sinne um, wie die letztere.

In Fig. 95 finden wir diese Verhältnisse stärker vergrößert dargestellt, sodaß nunmehr auch Einzelheiten erkennbar werden. Dorsal vom Enddarm liegt eine Umschlagstelle (*us*). Pericardialepithel (*pe*)

und äußere Herzwand (*äh*) trennen sich, letztere schlägt nach links in die innere (*ih*) um, während von rechts her schwache Züge der Darmmuskulatur (*dmu*) sich einfügen. Ventral ist besonders schön der Über-

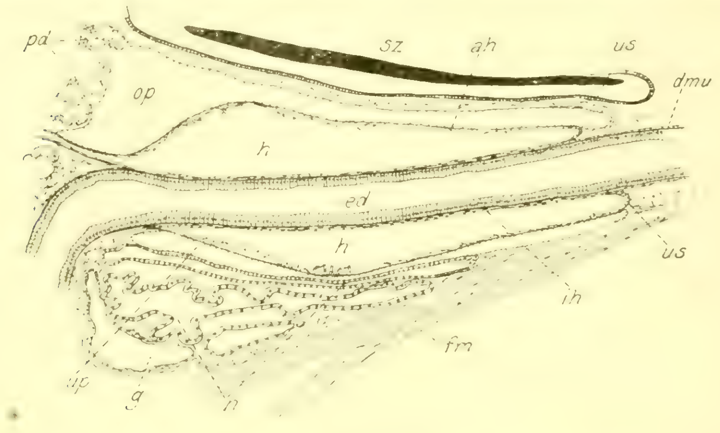


Fig. 94.

Sagittalschnitt durch Herz *h* und Pericard *p* einer 7,8 mm langen, 4,7 mm hohen *Unio* spez.?. *up*, *op*, unterer und oberer Pericardialraum; *äh*, äußere Herzwand; *ih*, innere Herzwand; *us*, Umschlag der äußeren in die innere Herzwand; *va*, vordere Aorta; *pd*, Pericardialdrüse; *n*, Niere; *ed*, Enddarm. Vergr. 34 : 1.

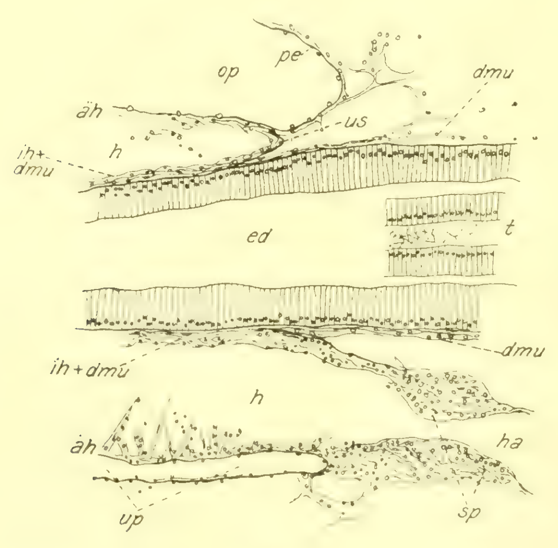


Fig. 95.

Teil eines Sagittalschnittes der gleichen Serie wie Fig. 94, stärker vergrößert. *ha*, Austrittsstelle der hinteren Aorta mit Sphinkter. *dmu*, Darmmuscularis; *äh*, Herzmuskulatur; *t*, Typhlosolis (angedeutet). Übrige Bezeichnung wie Fig. 94. (In Fig. 94 sind zwecks besserer Übersicht die komplizierten Typhlosolenverhältnisse nicht eingezeichnet.) Vergr. 111 : 1.

gang der inneren Herzwand (*ih*) in die dorsale Wand der hinteren Aorta zu sehen. Die Darmmuskulatur (*dmu*) geht scharf von ihr gesondert aus dem Herzbezirk hervor. Die Muskulatur des Herzens ist bei (*äh*) besonders kräftig angedeutet. Zu erwähnen sind dann noch im Bereich der hinteren Aorta (*ha*) die stark von Muskelfibrillen durchsetzten Stellen (*sp*), die zusammengenommen einen Schnitt durch den in der Anlage begriffenen Sphincter der hinteren Aorta darstellen. An der Austrittstelle der vorderen Aorta entsteht gleichzeitig ein Segelventil. Somit hätte das Herz im wesentlichen eine Ausbildung erreicht, die den Verhältnissen am ausgewachsenen Tier gleichkäme.

Mit wenigen Worten sei jedoch, ehe wir auf diese eingehen, die Frage nach der Herkunft des Materials für Darmmuskulatur und Herz berührt. Für die Darmmuscularis dürfte wohl die Abstammung zweifelsohne auf Mesenchymzellen der primären Leibeshöhle zurückzuführen sein. In bezug auf das Herz bestehen in der Literatur zwei Auffassungen. Korschelt und Heider vertreten, indem sie sich auf die Befunde H. E. Zieglers bei *Cyclas* beziehen, die Ansicht, »daß von jener Wand des Bläschens (gemeint ist das Pericardialbläschen) diejenigen Elemente sich abspalten, welche die Herzwand liefern, während die Wand des Pericardialbläschens selbst das bekleidende Peritonealepithel darstellt« (Nr. 77, S. 970). Ahting führt demgegenüber die innere Herzwand bestimmt auf Zellen der primären Leibeshöhle zurück (s. auch das bereits S. 142 angeführte Zitat aus Nr. 59). Die Herzmuskulatur mit den vereinzelten Mesenchymzellen denkt er sich gleichzeitig mit den Elementen für die innere Herzwand angelegt, er läßt aber auch die Deutung offen, daß ihre Elemente erst nachträglich in Gestalt von Mesenchymzellen in die Herzhöhle einwandern. Wie sich Ahting diesen letzteren Fall denkt, kann ich mir nicht vorstellen. Überhaupt muß ich, von theoretischen Gesichtspunkten geleitet, der von Korschelt und Heider für die äußere Herzwand vertretenen Auffassung auch in bezug auf die innere Herzwand den Vorzug geben. Es ist durchaus anzunehmen, daß die Elemente für die Herzmuskulatur und die innere Herzwand, ebenso wie diejenigen für das Pericard den paarigen, mesodermalen Organanlagen entstammen. Dabei sei noch ausdrücklich hervorgehoben, daß das Herzlumen einen, von der primären Leibes- oder Furchungshöhle abgekammerten Teil darstellt. Die paarigen Anlagen, späteren Pericardialbläschen vollführen eben diese Abkammerung circulär um den Enddarm herum. Was nun die Herz- und Pericardverhältnisse, insbesondere die Frage nach der Existenz einer inneren Herzwand bei der ausgewachsenen *Anodonta* anbetrifft, so

gibt die morphologische und vergleichend-anatomische Literatur, soweit sie mir bekannt wurde, mit einer einzigen Ausnahme eine verneinende Antwort. Diese Ausnahme, es handelt sich um die auch aus dem hiesigen Institut hervorgegangene Arbeit von FRITZ GUTHEIL (Nr. 70, 1912) »Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von *A. cellensis Schröt.*« ist deshalb von einzigartigem Interesse, weil sie, obgleich dem Verfasser der Gedanke an die Existenz einer inneren Herzwand völlig fern lag und er sich mit dieser Frage gar nicht beschäftigte (vielleicht gerade deshalb auch), dennoch einen Indizienbeweis für deren Existenz ermöglicht. Diese Möglichkeit ist in den Angaben GUTHEILS über die Darmmuskulatur insbesondere über die Muskulatur der Herzdarmstrecke gegeben. In der Beurteilung dieser anatomischen Befunde am ausgewachsenen Tier, dürfte uns die bei den vorliegenden embryologischen Untersuchungen von Anfang an durchgeführte Unterscheidung von Darmmuskulatur und innerer Herzwand einen wesentlichen Dienst leisten.

Nr. 70, S. 459 unten heißt es: »Der Darmkanal grenzt sich allmählich gegen das Herzlumen durch eine im Gegensatz zu allen andern Darmteilen gut ausgebildete Muskulatur ab . . . « Dieser Abschnitt (im Herzen) ist der einzige, bei dem wir von einer wirklichen, nach bestimmten Prinzipien angeordneten Darmmuskulatur sprechen können.« Welcher Art ist nun diese Muskulatur im besonderen? Für die schwache, den gesamten Darmverlauf begleitende Muskulatur pflichtet GUTHEIL den Beobachtungen von VOGT und YUNG bei, daß sie sich in eine äußere Längsfaserschicht und eine innere Ringfaserlage unterscheiden lasse. Nur auf der Herzdarmstrecke vermißte GUTHEIL die innere Ringfaserlage, entdeckte hingegen eine stark ausgebildete äußere Ringmuskelschicht, die er auch in der Hauptsache in jenen vorhin zitierten Sätzen im Auge haben muß. Fig. 96 führt uns einen Querschnitt aus der Arbeit GUTHEILS vor, an dem sich am besten seine Befunde demonstrieren lassen. Central gelegen ist das Darmepithel (*da*), dem die Längsmuskelschicht unmittelbar angefügt ist. Durch einen, verhältnismäßig weiten, circulären Spaltraum ist von letzterer die äußere Ringmuskulatur getrennt. GUTHEIL hält den Spaltraum zunächst für ein Kunstprodukt, fügt aber ausdrücklich hinzu, daß »sämtliche Präparate aus dieser Gegend ein Loslösen der beiden Schichten von einander zeigen«. Bei der Betrachtung des Darmein- und -austrittes in bezug auf das Herz sagt er im ersten Fall, daß die äußere Ringmuskulatur von der Dorsalseite ausgeht und schließlich ganz um den Darmkanal herumgreift, während es im andern

Falle heißt: »Hier erfolgt nunmehr dorsal eine Vereinigung der Darmmuskulatur mit den Ausläufern der Herzmuskulatur . . . die vorhin deutliche Anordnung der Muskulatur tritt allmählich von der dorsalen Seite nach der ventralen fortschreitend, wieder zurück«. GUTHEIL hat eine morphologische Deutung dieses eigenartigen Verhaltens der Darmmuskulatur auf der Herzdarmstrecke nicht versucht, er betont jedoch ausdrücklich, daß hier eine Ausnahme von der allgemeinen Regel, die VOGT und YUNG aufgestellt haben, vorliege.

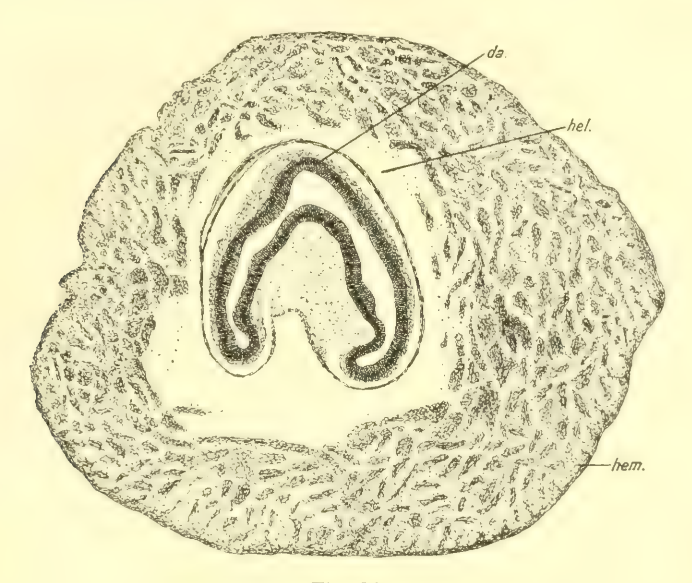


Fig. 96.

Querschnitt durch den Enddarm (*da*) frei im Herzlumen (*hel*). Darmepithel von Längsmuskulatur umgeben. Von letzter durch einen Spaltraum getrennt die innere Herzwand. Herzmuskulatur (*hem*) nur angedeutet. (Abdruck von Fig. 13 aus GUTHEIL Nr. 70.)

Nun hat sich aber neuerdings feststellen lassen, daß diese Ausnahme in Wirklichkeit nicht vorliegt, da sich, wenn auch fein und zart, so doch deutlich selbst auf der Herzdarmstrecke eine innere Ringfaserlage vorfindet. An GUTHEILS Deutung festhaltend, wären damit auf jener Darmstrecke drei Muskelschichten, darunter zwei circuläre vorhanden, was sonst auf dem übrigen aber nie mehr vorkommt. Darum dürfte wohl der Schluß gerechtfertigt sein, daß die äußere Ringmuskulatur, welche sich nur im Herzgebiet befindet, nicht dem Darm, sondern dem Herzen selbst zuzurechnen ist. In der Tat paßt GUTHEILS gesamte Charakteristik genau auf die uns schon bei den jungen Entwicklungsstadien genügend bekannt gewordene innere Herz-

wand. Von besonderem Interesse ist die Konstatierung des oben erwähnten Spaltraums. Er stellt keineswegs ein Kunstprodukt dar, sondern läßt sich bei jeglicher Schnittrichtung, so vor allem in Sagittal- und Frontalschnitten über die ganze Herzdarmstrecke hinweg verfolgen, ausgenommen an der Ein- und Austrittstelle des Darmes, wo die innere Herzwand leicht an der Darmmuskulatur befestigt ist. Durch gütigst gestattete Einsicht in die Präparate des Herrn K. KRUG, der gegenwärtig im hiesigen Institut den Bau des *Anodonta*-Herzens einer eingehenden Untersuchung unterzieht, bestätigten sich mir schon jetzt

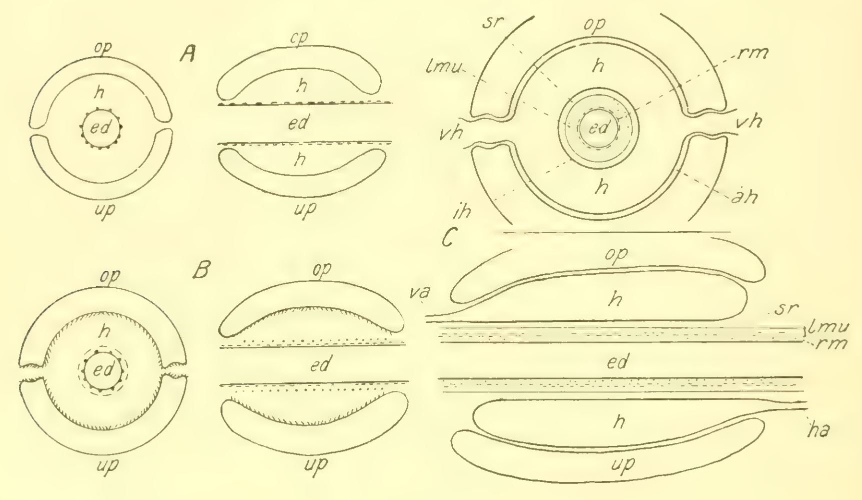


Fig. 97.

Schematische Übersicht über die Entwicklung des Herzens und der Darmmuscularis in Quer- und Längsbildern. *A*, Verhältnisse bis gegen Ende des parasitischen Lebens. *B*, Nach Beginn des freien Lebens. *C*, Im ausgewachsenen Zustand. *lmu*, Längsmuskulatur des Darmes; *rm*, Ringmuskulatur desselben. (Übrige Bezeichnung wie vorhergehende Figuren.)

sämtliche Forderungen, die an einen Beweis für die Existenz einer inneren Herzwand gestellt werden müssen. So waren insbesondere Umschlagstellen und Aortenübergänge aufs beste zu erkennen. Doch soll hier in Anbetracht der zu erwartenden ausführlichen Darstellung nicht weiter auf Einzelheiten eingegangen werden. Erwähnt sei nur noch, daß es mir durch rein makroskopische Trennung schon gelang, die innere Herzwand im Zusammenhang mit der äußeren zu isolieren. Die gesamte Darmmuskulatur mit der Typhlosolis ließ sich, nachdem sie an zwei Stellen der Herzdarmstrecke quer völlig durchtrennt war, mit Hilfe einer Pinzette ohne weiteres in langen Streifen von der inneren Herzwand loslösen.

Überblicken wir noch einmal kurz an der Hand der schematischen Übersicht Fig. 97 die Entwicklung von Herz, Pericard und Darmmuskulatur, so diene Folgendes zur Erläuterung: Beim Stadium *A* liegt die Annahme zugrunde, daß die Pericardialräume eben gebildet sind, und einzelne Mesenchymzellen für die spätere Darmmuskulatur dem Darm bereits anliegen; in *B* ist die Anlage von äußerer und innerer Herzwand dargestellt, daneben finden sich auch die Elemente der Darmmuscularis wieder. Endlich finden wir in *C* die Verhältnisse am ausgewachsenen Tier angedeutet, die einzelnen Lagen der Darmmuskelschicht sind besonders unterschieden.

Für die vergleichend anatomische Betrachtung des circumrektalen Lamellibranchiatenherzens dürften die im Vorstehenden niedergelegten Befunde von Bedeutung sein. Ich zweifle kaum daran, daß sich auch bei andern Formen dieses gleichen Herztypus die innere Herzwand wird auffinden lassen. In Sonderheit dürften auch die phylogenetischen Spekulationen, die Übergänge zu den anders gearteten Herztypen herleiten wollen, von dem Ergebnis berührt werden. So vor allem die von Grobben begründete, von Stempell wieder aufgenommene und in Langs »Trophocöltheorie« (Nr. 79) nachdrücklich betonte Auffassung, welche von der circumrektalen Herzlage ausgeht, aber der inneren Herzwand keinerlei Rechnung trägt. Darum scheint mir weit eher die Auffassung von Ménégaux und Pelseneer oder die von Milne Edwards und Thiele zu Recht zu bestehen, die, vom *Anomia*- oder *Arca*-Typus ausgehend, beide in der circumrektalen Herzlage unbedingt eine innere Herzwand fordern müssen. Hier müssen wir es uns leider versagen, diese an und für sich sehr interessanten Verhältnisse einer genauen Analyse zu unterziehen, es sei nur betont, daß die Aortenverhältnisse bei einem Vergleich eine wichtige Rolle spielen dürften.

Hingegen sei zum Schluß noch die wichtige theoretische Frage erörtert, ob wir im Pericard der Lamellibranchier eine, der sekundären Leibeshöhle, d. h. dem Cölom der Anneliden homologe Bildung vor uns haben. Ohne im einzelnen die vergleichend anatomischen Befunde zu berücksichtigen, es sei nur erwähnt, daß namentlich H. E. Ziegler und A. Lang (Nr. 134, 125, bzw. Nr. 79) gegenüber den Gebrüdern Hertwig (Nr. 116) jene Frage durchaus glaubten bejahen zu müssen, wenden wir uns hier zu den entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen.

Ziegler hat zum erstenmal für *Cyclas* die cölomatische Natur der Pericardialbläschen dargetan. Er stützte sich dabei besonders auf die Beobachtung, daß die Bläschen durch Auseinanderweichen paarig-

symmetrischer und solider Mesodermstreifen entstehen, die ihrerseits zwei Urmesodermzellen den Ursprung verdanken. Das Herz bildet sich dann derart, daß die Bläschen den Darm nebst einem Spaltraum der primären Leibeshöhle umfassen und durch nachträgliche Kommunikation das Herzlumen endgültig abschließen. Diese Auffassung fand in MEISENHEIMER einen scharfen Gegner, der auf Grund seiner Befunde in der Entwicklungsgeschichte von *Limax* und *Dreissensia* die Lehre der ectodermalen Primitivanlagen für Herz, Niere, Pericard und Geschlechtsorgane aufstellte, eine Lehre, der in bezug auf die Lamellibranchier bisher kaum widersprochen wurde. Vielmehr fand sie in den Angaben HARMS', der für die Unioniden auch die ectodermale Anlage jener wichtigen Organe beschrieb, anscheinend eine wertvolle Stütze.

Auf Grund meiner eignen Befunde ist es mir nicht möglich, der Auffassung MEISENHEIMERS beizustimmen. Einmal sind bei *Anodonta* die gemeinsamen Organanlagen nicht auf das Ectoderm, sondern auf Mesodermstreifen und Urmesodermzellen zurückzuführen. Sehr wahrscheinlich tritt das Lumen der Pericardialbläschen vor der endgültigen Anlage des Herzens auf, gehen ferner äußere und innere Herzwand aus der Wandung der Bläschen hervor. Wenn aus diesen Gründen schon allein die cölomatische Natur der Pericardialbläschen im Sinne ZIEGLERS gerechtfertigt erscheint, so wird sie durch folgende Tatsache — wir setzen damit das wichtigste Ergebnis des nachfolgenden Kapitels schon hierher — geradezu zur Bestimmtheit erhoben. Die Geschlechtsorgane entstehen aus paarig symmetrischen Ausstülpungen des unteren Pericardialraumes (siehe Schema Fig. 102, S. 162). Das Lumen der Gonadengänge ist aus dem Lumen des Pericards hervorgegangen und steht mit der ursprünglichen Furchungshöhle in keinem genetischen Zusammenhang. Nach dem soeben Gesagten muß konsequenter Weise eigentlich die hier von Anfang an gebrauchte Bezeichnung Pericardialbläschen, Pericard so lange verworfen werden, bis wirklich die reine Anlage des Pericards in den Entwicklungsstadien vorliegt. Bis zu dem Moment, wo die Gonadenhöhle selbständig wird und ihren Zusammenhang mit der Pericardialhöhle aufgibt (dieses dürfte bei etwa 1 cm langen Muscheln geschehen) stellt das »Pericard« und stellen insbesondere die jungen »Pericardialbläschen« komplizierte Organanlagen dar, die wesensverschiedene Elemente in sich bergen. Wenn dennoch jene Bezeichnungsweise übernommen wurde, so geschah dies einmal in Anbetracht ihrer alteingebürgerten Verbreitung in der embryologischen Literatur, anderseits aber auch aus dem Grunde, weil schon früh der größte Teil der »Pericardialbläschen« (nämlich der

hintere) einseitig als Pericardialanlage differenziert ist. Die Gonadenelemente sind lediglich in ihren vordersten Zipfeln zu suchen und dürften bei genügend vollständigem Material auch bei jüngeren Entwicklungsstadien schon dort zu finden sein. In diesem Zusammenhang kann nicht weiter auf die Entwicklung der Gonaden eingegangen werden, jedoch sei erwähnt, daß die cölomatische Natur von Pericard und Gonadenhöhle selbst nicht bei jenen Formen in Zweifel gezogen zu werden braucht, wo, wie bei *Dreissensia* und *Cyclas*, die Genitalzellen sich schon frühzeitig aus den gemeinsamen Organanlagen lösen. Es ist zu fordern, daß die Gonodukte auch dort von der Pericardialhöhle ausgehen, jedoch fehlen uns noch jegliche Beobachtungen darüber, wie denn überhaupt der Befund bei *Anodonta* meines Wissens bei den Lamellibranchiaten der erste seiner Art ist.

In bezug auf die Gastropoden haben die Angaben MEISENHEIMERS bereits durch OTTO und TÖNNIGES, was die Cölomfrage anbetrifft, Widerspruch gefunden. Obgleich die genannten Autoren, ebenso wie MEISENHEIMER, die »Pericardialbläschen« auf das Ectoderm zurückführen, halten sie dieselben dennoch für echte sekundäre Leibeshöhle, da aus ihnen nicht nur Herz, Pericard und Geschlechtsorgane, sondern auch die Niere hervorgeht. (Aus diesen Betrachtungen sind völlig jene, die Gastropodenliteratur zeitweise recht verwirrenden Angaben v. ERLANGERS auszuschalten, wonach *Paludina* neben den Pericardialbläschen, noch ein aus dem Urdarm entstandenes Cölombläschen zukommen sollte, da sie auf irrtümlicher Beobachtung beruhen.) Vergleichend-anatomische Gründe sind im Urteil von OTTO und TÖNNIGES mit bestimmend gewesen. MEISENHEIMER hat die Auffassung der genannten Autoren einer scharfen Kritik unterworfen, wenn er schreibt (Nr. 86, S. 380, Referat 373): »Gewiß gibt es eine ganze Reihe vergleichend-anatomischer Beziehungen, welche einen Vergleich zwischen Leibeshöhle der Anneliden und Pericard der Mollusken nahe legen, entwicklungsgeschichtlich bietet nur die spätere Differenzierung der Anlage (Genitalzellen) die Möglichkeit eines Vergleiches. Die gesamten früheren Entwicklungsvorgänge der Entstehung und Differenzierung der Pericardialbläschen, welche in der schärfsten Weise eine Primitivanlage von bestimmter Wertigkeit zum Ausdruck bringen und sie in durchaus selbständiger direkter Entwicklung aus der noch indifferenten äußeren Keimschicht hervorgehen, widersprechen einer Cölomentwicklung in der schärfsten Weise und alles zu ihren Gunsten angeführte vermag in keiner Weise zu überzeugen.«

Wir sehen, MEISENHEIMERS ablehnende Haltung gegenüber einem

Vergleich der sekundären Leibeshöhle der Anneliden mit dem Pericard der Mollusken steht und fällt mit seiner Lehre von den ectodermalen Primitivanlagen. Durch Pötzsch' Untersuchungen an *Planorbis* ist für diese Form schon die Wahrscheinlichkeit nahe gerückt, daß die gemeinsame Organanlage auf echte Urmesodermzellen zurückgeht, es scheint mir auch keineswegs im Bereich der Unmöglichkeit zu liegen, daß eine noch ausstehende Untersuchung der Furchung bei *Paludina* zu einem gleichen Ergebnis gelangt. Wie sehr die eignen Befunde bei *Anodonta*, in Gemeinschaft mit den noch unwiderlegten Beobachtungen Zieglers an *Cyclas* für die Lamellibranchiaten der Annahme ectodermaler Primitivanlagen entgegenstehen, wurde im Kapitel 8 bereits ausführlich dargetan und begründet.

Obgleich bei den Cephalopoden bei der Furchung wesentlich abgeänderte Verhältnisse obwalten, ist doch auch bei ihnen, besonders durch die neueren entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von Döring (Nr. 65) und Naef (Nr. 119) ein direkter Vergleich der Leibeshöhlenverhältnisse in dem oben für die Gastropoden und Lamellibranchier ausgeführten Sinne näher gerückt. Es bleibe nicht unerwähnt, daß selbst für die Chitonen durch eine neuerliche Veröffentlichung von Rose M. Highley und Harold Heath (Nr. 72) eine wichtige embryologische Stütze für den Vergleich des Pericards mit der sekundären Leibeshöhle erbracht worden ist. (Siehe S. 161 unsre näheren Angaben.)

Nach alledem gelange ich zu dem Schluß, daß vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus nichts dagegen einzuwenden sei, das Lumen von Pericard, Gonade und Niere der Mollusken als sekundäre Leibeshöhle oder Cölom zu bezeichnen. Vielmehr möchte ich, frei von dogmatischer Befangenheit, einer rein auf theoretischen Spekulationen begründeten Definition des Cöloms durchaus fernstehend, gerade bei diesem Vergleich allen Nachdruck auf die vergleichend-embryologischen Befunde gelegt wissen. Soweit unsre Kenntnis reicht, finden sich im ganzen Stamm der Mollusken gemeinsame, ursprünglich wohl paarig-symmetrische Organanlagen, die aus Urmesodermzellen hervorgehen (ausgenommen Cephalopoden), die durch Auseinanderweichen solider Zellstreifen eine neue sekundäre Leibeshöhle entstehen lassen, welche ihrerseits wieder das Lumen von Pericard, Niere und Geschlechtsorganen abgibt, die endlich die wesentlichen Aufbauelemente des Herzens und jener vorhin genannten Organe umfassen. Allerdings finden sich, was die zeitliche Reihenfolge in der Sonderung der einzelnen Organe aus den Organanlagen anbetrifft, bei den einzelnen Typen des

Stammes gemäß ihrer mehr oder weniger weit von einander entfernten Stellung im System bemerkenswerte Unterschiede. Die dem Stamm wesentlichen, oben näher gekennzeichneten Züge in der Ontogenese des Cölomkomplexes werden jedoch davon in keiner Weise berührt. Es ist auch nicht zu verkennen, daß sie in den entsprechenden Verhältnissen bei den Anneliden eine deutliche Parallele finden.

Nachtrag: Auch an dieser Stelle sei auf die jüngste Veröffentlichung NAEFS (Nr. 120) verwiesen, die mit ihren Ergebnissen und rinzipiellen Ausführungen über die Entwicklung des Cölomsystems meiner hier gegebenen Darstellung so nahe steht (vgl. den Nachtrag S. 126).

Geschlechtsorgane.

Aus vollständigem Mangel an geeigneten Stadien waren wir bisher über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Unioniden in keiner Weise unterrichtet. Seit durch MEISENHEIMER für *Dreissensia polymorpha* die späte Differenzierung der Propagations- von den Somazellen beschrieben war, konnte man für die Unioniden ein ähnliches Verhalten erwarten, auch lag es nicht fern, die früheste Anlage der Keimzellen, wie bei jener Form, im Epithel des Pericards, der sekundären Leibeshöhle zu suchen. Dieser Vermutung gibt auch schon HARMS dem von allen früheren Untersuchern die ältesten Stadien zur Verfügung standen, Ausdruck (Nr. 25, S. 373 oben).

An dem eignen, immer noch sehr geringen Material gelang es zwar auch nicht, eine vollständige Reihe von Entwicklungsstadien aufzustellen. Insbesondere mangelte es an Bildern, welche die früheste Anlage klar und unterscheidbar aufgewiesen hätten. Immerhin reichen die Befunde aus, um die wichtigsten Aufschlüsse über die Herkunft und den frühen Ausbau der Geschlechtsorgane zu geben. Sie dürften sogar für die vergleichende Entwicklungsgeschichte (wie schon weiter vorn ausführlicher erläutert wurde) von großem Interesse sein.

Die einwandfreie Deutung der frühen Anlage der Geschlechtsorgane wird durch zweierlei Umstände bei den jungen Anodonten außerordentlich erschwert. Einmal unterscheidet sich ihr Zellmaterial kaum in irgend einer Weise von den Zellen des Pericards, ganz im Gegensatz zu *Cyclas cornea*, wo, wie ZIEGLER (Nr. 111) und MEISENHEIMER (Nr. 84) gezeigt haben, die Genitalzellen sich sehr früh herausdifferenzieren. Allenfalls zeichnen sich die Kerne der Genitalzellen vor denen der Pericardzellen durch ihre rundliche Gestalt aus. Letztere haben, wie auch bei *Dreissensia* (MEISENHEIMER) eine längliche Form. Ander-

seits spielt sich bei der *Anodonta* gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsorgane auf derselben Schnitthöhe außen im Ectoderm die Bildung des umfangreichen lateralen Hautsinnesorgans ab. Beide An-

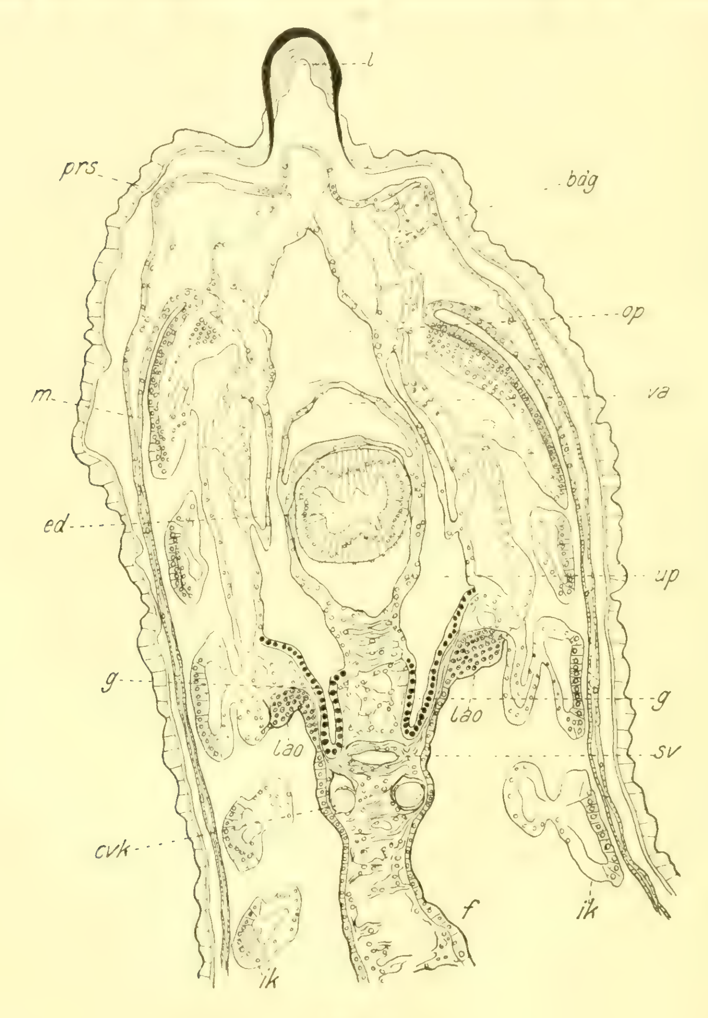


Fig. 98.

Frühe Anlage der Geschlechtsorgane *g*. (Teil eines Querschnittes durch eine 5,7 *mm* lange *Anodonta pisc.*) *prs*, Prismenschicht; *l*, Ligament; *m*, Mantel; *ik*, innere Kieme; *ed*, Enddarm; *p*, Pericard; *voa*, vordere Aorta; *lao*, laterale Sinnesorgane; *sv*, Sinus venosus; *cvk*, Cerebroviscerulcommissur; *f*, Fuß. Vergr. 100 : 1.

lagen liegen (wie auch noch in Fig. 98,) so dicht bei einander, daß eine Unterscheidung erhebliche Schwierigkeiten bereitet.

Der Ort der jungen Anlage der Geschlechtsorgane ist scharf durch

die Lage der Nierenspritzen im vorderen Abschnitt des Pericards bestimmt. Jederseits vor der Öffnung des Nephrostoms, dort wo die vordere Wand des Pericards aufwärts biegt (vgl. Fig. 91, S. 143, *gz*), treten sie etwa bei 3—4 mm langen Tierchen zum erstenmal durch ihre starke Färbung hervor. Bei den zahlreichen, jüngeren Stadien war keine Spur der Genitalzellen zu entdecken, weder in der Wandung des Pericards, noch in der gemeinsamen Anlage von Herz, Pericard und Niere. Leider ließ sich infolge des empfindlichen Mangels junger Anodonten von 3,13—5,7 mm Länge, die eben unterscheidbare Anlage in den nächsten Umwandlungen nicht verfolgen. Um so klarer lagen die Verhältnisse bei dem so oft genannten 5,7 mm Stadium. Fig. 98 läßt sie in einem halbschematisch wiedergegebenen Querschnitt erkennen. Von der oben näher bezeichneten Stelle aus sind beiderseits zwei etwa 142 μ lange, blindgeschlossene Schläuche in den Fuß hineingewachsen. Sie dringen in Wirklichkeit noch etwas weiter ins Fußinnere hinein als es in Fig. 98 zum Ausdruck kommt. Die Schlauchwände werden von einem einheitlichen einfachen Epithel ausgekleidet. Nur in der äußersten Kuppe waren wie Fig. 99 (*gz*) zeigt, einige wenige Zellen ihrer Struktur nach deutlich zu unterscheiden. Ihre großen Kerne waren mit einem starken Nucleolus und einem zarten Keimbläschen versehen. Besonders auffallend war rund herum ein heller Plasmasaum. Wahrscheinlich haben wir es hier mit sehr jungen Keimzellen zu tun.



Fig. 99.

Teil eines Fig. 98 benachbarten Schnittes. Gonadenanlage *g* der rechten Seite an ihrer ventralen Spitze stärker vergrößert. *gz*, Genitalzellen; *fp*, Fußepithel; *bdg*, Bindegewebe; *cvk*, Cerebrovisceralcommissur. Vergr. 777 : 1.

Bei einer jungen *Unio* von 7 mm Länge und 4 mm Höhe waren die Anlagen der Geschlechtsorgane bereits in der Entwicklung fortgeschritten. Eine äußere Geschlechtsöffnung fehlte noch; hingegen waren die schlauchförmigen Ausstülpungen des Pericards schon bis

an das Ectoderm der oberen Fußwände vorgetrieben und hatten sich an ihren blinden Enden kammerartig erweitert. Wesentlich anders lagen die Verhältnisse bei einer 7.8 mm langen und 4.7 mm hohen *Unio*. Auf einem Sagittalschnitt fand sich das Bild der Fig. 100. Hier ist nicht nur eine äußere Geschlechtsöffnung vorhanden, sondern die Schläuche sind schon tief in den Fuß hineingedrungen. Ein Zusammenhang mit dem Pericard war nicht mehr festzustellen, jedoch fand sich ein Rest dieser einstigen Kommunikation. In Fig. 101, die einem Querschnitt durch eine 22 mm lange, 10,8 mm hohe *Anodonta piscinalis* entnommen ist, ist dieser »Gonopericardialgang« (STEMPELL hat ihn 1898 zum erstenmal für *Leda sulculata* beschrieben) deutlicher zu erkennen. Der Schnitt ist gerade durch den Genitalporus (*gö*) geführt und zeigt von ihm ausgehend zwei Gänge. Während der dorsale, der Gonopericardialgang (*gpg*) blind geschlossen ist, kann man den ventralen (*ga*) in der Schnittserie bis tief in den Fuß hinein verfolgen. Er stellt den letzten Abschnitt des rechten Gonadenausführungsganges dar. Selbst bei ausgewachsenen Anodonten kommt, wie sich auf Querschnitten feststellen ließ, noch ein Rest des Gonopericardialganges vor. Das Epithel des Gonopericardialganges sowohl als auch das des Ausführungsganges ist mit langen Wimpern versehen (vgl. Fig. 101).



Fig. 100.

Die in den Fuß vorgetriebene Gonade *g* einer Seite teilt sich in die beiden ersten Nebenäste. (Kombiniert aus drei benachbarten Sagittalschnitten durch eine 7,8 mm lange, 4,7 mm hohe *Unio*). *le*, Leber; *ng*, *ns*, Nierengang und -sack; *nsp*, Nierenspritze; *p*, Pericard; *bdg*, Bindegewebe; *kp*, Kiemenpapille. Vergr. 69 : 1.

Die Schemata Fig. 102 sollen im Zusammenhang den Modus der Gonadenentwicklung in den wesentlichsten Zügen veranschaulichen.

Zu beachten ist vor allem, daß die Gonaden durch eine paarige Ausstülpung der sekundären Leibeshöhle entstehen (*A*), sich, ventral vordringend, dem Ectoderm des oberen Eingeweidesackes nähern (*B*), aber schon ehe ein Durchbruch nach außen erfolgt, sich wieder nach innen wenden (*C*) und nun tief in den Fuß hineindringen (*D, E*). Mit Rücksicht auf die Physiologie der jungen Muschel ist anzunehmen, daß der Durchbruch der Geschlechtsöffnung erst erfolgt, wenn der Gonopericardialgang gegen das Pericard hin einen sekundären Verschluß erhalten hat. Eine zeitweilig doppelte Kommunikation des Pericards mit der Außenwelt (Nieren, Nierenspritzen) dürfte kaum vorkommen. Endgültig läßt sich diese Frage erst an einem reicheren Material entscheiden, als es dem Verfasser bei den vorliegenden Untersuchungen zu Gebote stand. Besteht diese Auffassung von dem Zustandekommen der Gonaden zu Recht, so dürfte dem Ectoderm an der Bildung der Ausführungsgänge jedenfalls nur ein geringer Anteil zufallen. An Stadien junger Unionen, deren Genitalgänge noch nicht nach außen durchgebrochen waren (Fig. 102, C) fand sich mitunter an der Wendestelle der Schläuche eine kammerartige Erweiterung.



Fig. 101.

Querschnitt durch die rechtsseitige Genitalöffnung *gö* einer etwa 22 mm langen *Anodonta piscinalis*. *ga*, Gonadenausführungsgang; *gpg*, Gonopericardialgang; *f*, Fuß; *lao*, laterales Sinnesorgan. Vergr. 88,6 : 1.

In Fig. 100 hat sich der in den Fuß eingedrungene Schlauch bereits in zwei Äste gegabelt. Ein dritter ist eben in der Anlage begriffen. Nur in den blinden Tubenenden fanden sich junge Keimzellen. In Fig. 103 ist ein kleiner Bezirk der linken Tube der Fig. 100 stärker vergrößert dargestellt.

Die Keimzellen (*gz*) lassen schon besser wie in Fig. 99, S. 159 das Keimbläschen erkennen. Nahe um den Kern ist wieder der helle Hof im Plasma sichtbar, während es in etwas weiterer Entfernung eine körnige Struktur aufweist.

Bei jungen Anodonten von etwa 1 cm Länge sind von den beiden

Hauptstämmen aus schon zahlreiche Seitenäste in den Fuß vorgetrieben. Die Gänge durchziehen das lacunäre Bindegewebe nach allen Seiten, selbst zwischen den Lebersäckchen sind sie zu finden. Die äußersten Enden zeigen eine bläschenförmige Erweiterung, worin nunmehr deutlich und einwandsfrei die Keimzellen in den verschiedensten Bildungsstadien zu finden sind. Fig. 104, S. 163 gibt einen Schnitt durch

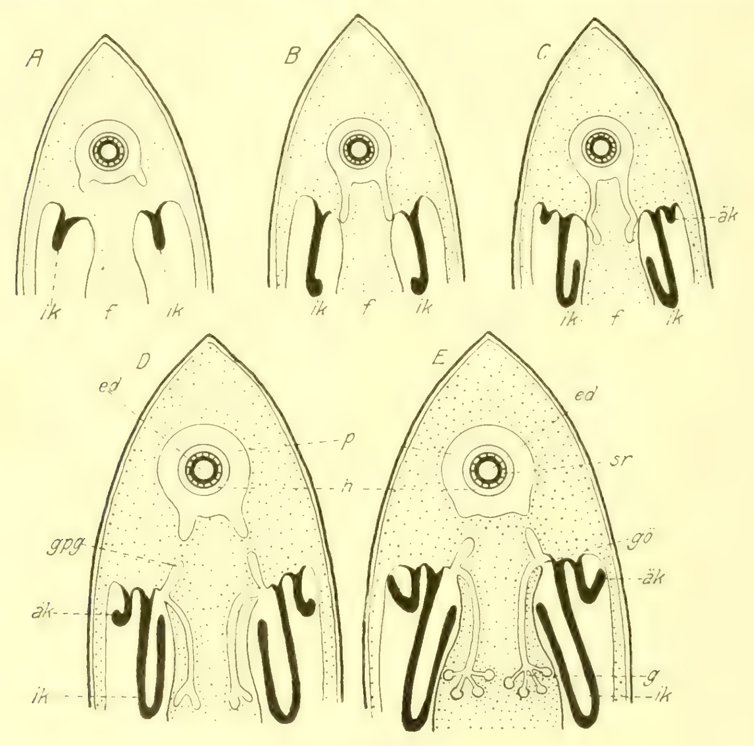


Fig. 102.

Kombination einer schematischen Übersicht über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Kiemen. Die Anlage der Kiemen läuft viel früher ab als die der Geschlechtsorgane. Inbezug auf die letzteren gelten für das Schema folgende Längeangaben der Stadien. *A*, Hypothetisch (Anodonten zwischen 3,13 und 5,7 mm. *B*, *Anodonta* 5,7 mm. *C*, *Unio* 7 mm. *D*, *Unio* 7,8 mm. *E*, *Anodonta*.

ein solches Bläschen einer weiblichen Muschel wieder. Mit e_1 sind die ganz jungen Eizellen bezeichnet. Sie unterscheiden sich von den Zellen der Tubenwand schon durch ihr grobkörniges stark färbbares Protoplasma, die Größe ihres Kerns und mitunter auch schon durch die Anwesenheit des Keimbläschens. Bei den Keimzellen e_2 ist ein kräftiges Wachstum eingetreten. Die Zellen der Tubenwand werden dadurch zur Seite gedrängt. Am Kern ist das Keimbläschen deutlicher sichtbar.

Dazu macht sich eben die für die Unioniden so charakteristische Spaltung des Nucleolus in einen chromatinhaltigen und chromatinfreien Teil bemerkbar. Die Eier e_3 reichen schon teilweise in das Lumen des Säckchens hinein. Außer durch die fortgeschrittene Differenzierung des Kernes zeichnen sie sich durch die Dotterbildung aus. In e_4 ist endlich ein zum Abschnüren fertiges junges Ei getroffen. Gleichsam auf einem Stielchen sitzend, ragt es in das Innere des Tubus hinein. Besonders deutlich treten bei ihm die chromatische und achromatische Substanz des Nucleolus hervor.

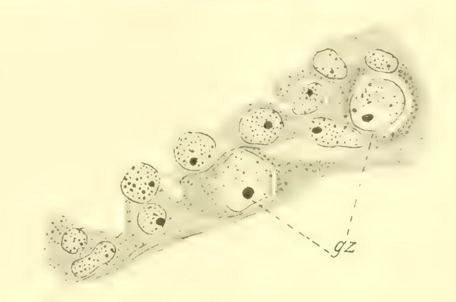


Fig. 103.
Genitalzellen *gz* aus dem linken Nebenast der Gonade in Fig. 99, stärker vergrößert. Vergr. 932 : 1.

Meines Wissens wurde bisher noch für keine Muschel die Bildung der Geschlechtsorgane durch Einstülpung aus dem Pericard beschrieben. Am nächsten stehen den vorliegenden Ergebnissen noch die Beobachtungen von DREW an *Nucula delphinodonta*. Dort heißt es (Nr. 67, S. 381): »Each genital organ consists, at first, of a short and rather narrow tube that lies close to the pericardium, for the most part in contact with it. Whether this tube originates from the pericardium, or whether it is formed in some other way, has not been determined«. Die Untersuchungen von MEISENHEIMER an *Dreissensia* und *Cyclas*, die von SIGERFOOS (Nr. 95, 96) an *Xylotrya fimbriata*, die älteren von ZIEGLER an *Cyclas* (Nr. 111) geben uns keine

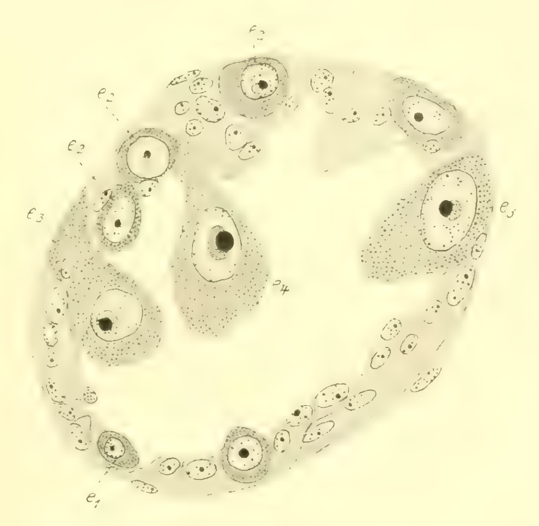


Fig. 104.
Bläschenförmige Tube mit jungen Eiern aus dem Ovarium einer etwa $1^1/_4$ cm langen *Anodonta piscinalis*. Vergr. 777 : 1.

Auskunft über die weitere Ausbildung der Geschlechtsorgane, sondern beziehen sich sämtlich nur auf die früheste Anlage derselben. Wenn auch unter den genannten Autoren über die Herleitung der Genitalzellen eine Unstimmigkeit herrscht, dergestalt, daß MEISENHEIMER sie auf eine gemeinsame ectodermale Anlage, alle übrigen aber auf mesodermale Elemente zurückführen, so sind sie sich doch alle darin einig, daß die junge Anlage stets in nächster Nähe der unteren Pericardwand zu finden ist.

Für die Gastropoden ist die Entstehung der Geschlechtsorgane durch Einstülpung der Pericardwand schon seit 1891 durch die Untersuchungen VON ERLANGERS an *Paludina vivipara* bekannt (Nr. 68, 69). Durch TÖNNIGES fanden sie 1899 eine Bestätigung (Nr. 107).

Für zwei Chitonenspezies *Trachydermon raymondi* und *Muttalina thomasi* ist erst kürzlich durch ROSE M. HIGHLEY und HAROLD HEATH (Nr. 72) die gleiche Entstehung der Geschlechtsorgane beschrieben worden. Zwei Gruppen von Zellen im vorderen Pericard stülpen sich ein und treiben zunächst Schläuche gegen das Ectoderm vor, um die äußere Geschlechtsöffnung zu bilden.

Seit den Arbeiten von BOBRETZKY (Nr. 62, 1877) und SCHIMKEWITSCH (Nr. 92, 1886) ist endlich auch von den Cephalopoden die Entstehung der Geschlechtsdrüsen »als Verdickungen des Pericardialepithels in der Nähe des Herzens bekannt«. Hier bleibt »zeitlebens diese primitive Beziehung zum Pericard bestehen« (n. KORSCHELT und HEIDER, Spezieller Teil, Heft 3, S. 1158). Man vergleiche vor allem auch die neueren Untersuchungen von DÖRING (Nr. 65) und NAEF (Nr. 119).

Zusammenfassung.

1. Durch künstliche Zucht gelang es, Anodonten bis zu 3, 13 mm Länge aufzuziehen. Von 5,7 mm Länge an aufwärts fanden sich Entwicklungsstadien von *Anodonta* und *Unio* in der freien Natur.

2. Aus dem primären Mesoblasten *M* bilden sich nach der ersten bilateral-symmetrischen Teilung zwei symmetrisch gelegene Mesodermstreifen, die sich zunächst bis ins Glochidium hinein verfolgen lassen und sich nicht in loses Mesenchym auflösen (s. These 8).

3. Die Jugendschale von *Anodonta* ist nach Gestalt und Farbe wesentlich von der definitiven verschieden. Sie besitzt eine typische, wellenartige Skulptur und trägt auf ihrem Wirbel noch lange Zeit die larvale Glochidienschale.

4. Die Mundlappen entstehen nacheinander aus zwei Epithelfalten, und zwar zunächst der vordere und dann der hintere. Am Mantelrand treten nacheinander Außen-, Mittel- und Innenfalte auf. Der »dorsale Mantelschlitz« wird erst sekundär auf die Schloßlinie verlagert. Die einzige Brücke zwischen beiden Mantelhälften, der Boden der »dorsalen Mantelrinne kommt durch ein streckenweises Verschmelzen der beiderseitigen Innenfalten zustande. Atem und Aftersiphonen sind Differenzierungen auf getrennten Abschnitten der Innenfalten.

5. Die Kiemen entstehen nach dem Papillentypus.

a) Die innere Papillenreihe entsteht zunächst und zwar in der Richtung von vorn nach hinten, derart, daß die hintersten Papillen die jüngsten sind. Ehe noch die äußere Papillenreihe erscheint, verschmelzen die Köpfchen der inneren Papillen miteinander, sodaß eine schmale Membran die Köpfchen verbindet. Bei der nunmehr auf der gesamten Reihe gleichzeitig einsetzenden, nach innen gerichteten Reflexion der Papillen tritt zunächst kein weiteres Verschmelzen der Papillen der gleichen Seite ein. Hingegen verschmelzen schon früh die schmalen Membranen der Gegenseiten miteinander, ausgenommen auf der Strecke, wo der Fuß eine Vereinigung nicht gestattet. Die Ausbildung der Lamellen und Segmente geschieht erst später, indem interfilamentare und interlamellare Brücken gebildet werden.

b) Die äußere Papillenreihe tritt bei jungen Muscheln von 3,13 bis 5,7 mm Länge in gleicher Weise wie die innere auf. Die Reflexion der Papillen erfolgt im Gegensatz zu letzterer bereits sehr früh und nach außen. Sodann verschmelzen die reflektierten Papillenköpfchen gleich auf der ganzen Linie mit dem Mantelepithel. Wahrscheinlich erfolgt vor der Reflexion der Papillen die gleiche Vereinigung der Köpfchen durch eine Membran, wie sie bei der inneren Papillenreihe beobachtet wurde.

6. Die bisher in der Anodonten-Literatur als rudimentäre Byssusdrüse bezeichneten paarigen Flügel von Drüsenzellen kommen nur als Homologon der Spinn- oder Byssusdrüsen im engeren Sinne in Betracht. Eine allenfalls der Byssushöhle homologe Bildung tritt bei jungen Muscheln median auf der hinteren Kriechrinne in Gestalt einer unpaaren, säckchenförmigen Einstülpung auf, wie sie schon für *Cyclas* bekannt war. Das Säckchen löst sich im weiteren Verlauf der Entwicklung vom Fußepithel ab, wandert, blind geschlossen, aber zunächst noch beständig wachsend, ins Fußinnere hinein, nimmt schließlich in der Nähe des Pedalganglions seine definitive Lage ein und empfängt von letzterem einen starken Nerven. Es liegt

daher auch mit Rücksicht auf die Histologie des Säckchens die Vermutung nahe, daß das Säckchen Träger einer Sinnesfunktion ist.

7. Außer den Statocysten finden sich an den jungen Unioniden paarig-symmetrische Systeme von Hautsinnesorganen und Sinnesleisten. Als Sinnesleisten sind die lateralen und die oralen zu nennen. An Hautsinnesorganen kommen von den bisher für die Mollusken bekannten vor: das abdominale, das Osphradium und das adorale. Daneben fand sich zwischen der Ureter- und Genitalöffnung ein neues, das vorläufig mit dem Namen »laterales Sinnesorgan« belegt sei.

8. Im Verlauf der *Anodonta*-Entwicklung gehen Nieren, Herz, Pericard und Geschlechtsorgane aus paarigen, gemeinsamen Anlagen hervor, die beiderseits in Form von Streifen im hintersten Abschnitt der jungen Larve ruhen. Diese Streifen leiten sich nicht vom Ectoderm ab, sondern sind direkt auf die aus dem primären Mesoblasten entstandenen Mesodermstreifen zurückzuführen.

9. *a*) Schon vor Beginn des freien Lebens ist die Entwicklung der Niere so weit vorgeschritten, daß die Nierenspritzen (Reno-Pericardialgänge, Nephridialtrichter) bereits funktionsfähig ausgebildet sind.

b) Die Nierenschleifen kommen durch Krümmen und Einschlagen ursprünglich gerader Gänge zustande, was ein mehrfaches Überschneiden einzelner Schenkelabschnitte zur Folge hat. Für die Schleifenbildung ist die Lage des hinteren Schließmuskels mitbestimmend.

10. In der Herz- und Pericardanlage tritt schon vor Abschluß des Herzlumens eine Pericardialhöhle auf. Eine frühe solide Ringbildung konnte nicht beobachtet werden.

11. In der Entwicklungsgeschichte des Herzens kommt bei *Anodonta* und *Unio* eine innere, den Darm umkleidende Herzwand zur Anlage, die ohne weiteres in die äußere Herzwand übergeht bzw. in diese umschlägt und sich auch mit letzterer gemeinsam in die Wandung der beiden Aorten fortsetzt. Sie ist außer an geringen Stellen am vorderen und hinteren Darmaustritt, die eine sekundäre Befestigung des Herzens am Darm darstellen, auf der Herzdarmstrecke durch einen circulären Spaltraum von der Darmmuskelschicht getrennt. Die Befunde ließen sich am ausgewachsenen Tier bestätigen. Die innere Herzwand ist hier von GUTHEIL schon beschrieben, aber irrtümlicher Weise als eine nur der Herzdarmstrecke eigentümliche äußere Ringmuskulatur des Darmes aufgefaßt worden.

12. Die Genitalorgane entstehen als paarig-symmetrisch gelegene Einstülpungen des vorderen Pericards. Die Gonodukte dringen zunächst nach außen gegen das Ectoderm vor, wenden sich dann aber sofort wieder nach innen und gelangen so ventral vorwachsend in den Fuß, wo bald eine vielfache Verästelung eintritt. Etwa zu gleicher Zeit, wenn die äußere Geschlechtsöffnung zum Durchbruch gelangt, schließt sich sekundär die Kommunikation von Gonadenhöhlen und Pericard. Als Erinnerung an diesen ursprünglichen Zusammenhang finden sich bei jungen und ausgewachsenen Tieren, die an der Genitalöffnung mündenden, aber blind geschlossenen Gonopericardialgänge.

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu derselben, für seinen steten Rat und Beistand während der Ausführung, sowie für die freundliche Bereitwilligkeit, mit der er mir alle Mittel des Institutes zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Desgleichen bin ich Herrn Professor Dr. Tönniges sowie vor allem Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms zu großem Dank verpflichtet, letzterem im besonderen noch für freundlichst gewährte Einsicht in seine eigenen Präparate über die Unionidenentwicklung. Zuletzt danke ich auch denjenigen unter meinen Herren Institutskollegen, welche mir bereitwilligst ihre Präparate vom ausgewachsenen Tier zur Einsicht und zum Vergleich überließen, die mir ferner durch die Verarbeitung einiger meiner ältesten Stadien viele Mühe ersparten.

Marburg, im Juli 1913.

Literaturverzeichnis.

(Die mit einem * versehenen Arbeiten waren dem Verfasser nur im Referat zugänglich.)

I. Specielle Literatur über die Entwicklung der Unioniden.

1. Francis M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bde. Übersetzt von B. Vetter. Jena 1880 (G. Fischer).
2. De Blainville, Note sur l'appareil de la génération dans les moulettes et les Anodontes. Nouv. Bull. de la Soc. Philomath. Octobre 1825.
3. — Rapport fait à l'académie des sciences de Paris par M. de Blainville sur une mémoire d. M. Jacobson ayant pour titre: Observations sur le développement prétendu des œufs des moulettes ou Unios et des Anodontes dans leurs branchies. Ann. Sc. Natur. 1828.

* 4. M. Braun, Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln. Jahrb. d. deutsch. malakozool. Ges. 1878. Dasselbe in: Ber. phys. med. Ges. Würzburg 1878.
5. — Postembryonale Entwicklung von Anodonta. Zool. Anzeiger. Jahrg. 1. 1878.
6. — Über die Entwicklung der Enten oder Teichmuschel. S. B. naturf. Ges. Dorpat. Vol. VI. 1884.
7. — Die postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsbl. d. d. Malak. Ges. Jahrg. 69. Frankfurt a. Main 1887.
8. J. Carrière, Die embryonale Byssusdrüse von Anodonta. Zool. Anzeiger. Bd. VII. S. 41. 1884.
9. C. G. Carus, Neue Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte unsrer Flußmuschel. Nova Acta Acad. Léop. Carol. Vol. XVI. p. 1. 1832.
10. Coker, Robert E. and Thaddeus Surber, A Note on the Metamorphosis of the Mussel Lampsilis laevissimus. Biolog. Bull. Nr. 3. February 1911.
11. Drouet, M. Observations sur deux Anodontes. Journal de Conchyliologie. Tome V. 2. série. Tome I. Paris 1856.
12. V. Faussek, Über den Parasitismus der Anodontalarven in der Fischhaut. Biol. Centralbl. Vol. XV. 1895.
13. — Über den Parasitismus der Anodontalarven. Verh. d. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901.
14. — Parasitismus der Anodontalarven (russisch). Mem. Acad. Sc. St.-Pétersbourg, Cl. Phys. et Math. Vol. XIII. Nr. 6. Petersburg 1903.
15. — Viviparität und Parasitismus. Zool. Anzeiger. Bd. XXVII. 1904.
16. W. Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. X. 1874.
17. — Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien., math.-naturw. Kl. Bd. LXXI. 1875.
18. — Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
19. F. A. Forel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Dissertation Würzburg 1866.
20. A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. 1891.
21. W. Harms, Über die postembryonale Entwicklung von Anodonta piscinalis. Zool. Anzeiger. Bd. XXXI. Nr. 25. 1907.
22. — Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flußperlmuschel. Zool. Anzeiger. Bd. XXXI. Nr. 25. 1907.
23. — Die Entwicklungsgeschichte der Najaden und ihr Parasitismus. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1907.
24. — Die postembryonale Entwicklung von Unio pictorum und Unio tumidus. Zool. Anzeiger. Bd. XXXII. Nr. 23. 1908.
25. — Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie und Ontogenie. Bd. XXVIII. Hft. 2. Jena 1909.
26. J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biolog. Teil. Malakol. Blätter v. L. Pfeiffer, Kassel. N. F. Bd. IV. 1881.

*27. J. Hazay, Fisch und Muschel. Zirc. d. Deutsch. Fisch.-Ver. Berlin 1885.
28. v. Hessling, Die Flußperlmuschel. Leipzig 1859.
*29. L. Jacobson, Bidrag til Blöddyrenes. Anat. og. Physiol. Hft. I. Kjöbenhavn 1828.
30. v. Ihering, Über die Entwicklung der Najaden. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Leipzig 1874.
31. — Anodonta und Glabaris. Zool. Anzeiger. Bd. XIV. 1891.
32. — Die Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika. Arch. f. Naturg. Jahrg. 59. 1893.
33. Isely, F. B. Preliminary Note on the Ecology of the early juvenile life of the Unionidae. Biological Bulletin. January 1911.
34. W. Israel, Najadologische Miscellen. Nachrichtsbl. d. Deutsch. Malakoz. Ges. 43. Jahrg. 1911. Hft. 1.
35. Latter, Notes on Anodon and Unio. Proc. Zool. Society. London 1891.
36. G. Lefevre and Winterton C. Curtis, Reproduction and Parasitism in the Unionidae. Journ. of Exp. Zool. Vol. IX. Nr. 1. 1910.
37. — The Marsupium of the Unionidae. Biolog. Bulletin. Vol. XIX. 1910.
38. — Metamorphosis without Parasitism in the Unionidae. Science, N. S. Vol. XXXIII. Nr. 857. June 1911.
39. — Studies on the Reproduction and artificial Propagation of Fresh-Water Mussels. Bulletin of the Bureau of Fisheries. Vol. XXX. 1910. Document Nr. 756. Issued May 10, 1912.
40. Leuckart, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
41. F. Leydig, Mitteilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen. In: Noll, Der Main. Tübinger Dissertation. Frankfurt a. M. 1866.
42. F. R. Lillie, Preliminary account of the Embryology of Unio complanata. Journ. of Morphol. Vol. VIII. 1893.
43. — The Embryology of the Unionidae. Journ. of Morphol. Vol. X. 1895.
44. C. Pfeiffer, Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermuscheln. Weimar 1825.
45. Prévost, De la génération chez la moule des peintres. Ann. d. Science Natur. 1826.
46. De Quatrefages, Sur la vie interbranchiale des petites anodontes. Ann. Science Natur. 1835, 1836.
47. C. Rabl, Über die Entwicklung der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.
*48. Raspail, Note sur la paturition vivipaire des moules de rivière. Adressée à l'Acad. d. Sc. le 14. juillet 1828.
*49. Rathke, Naturhistorie Selskabets Skrifter. Kjöbenhavn. T. IV. 1797.
50. C. Schierholz, Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flußmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878.
51. — Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. Akad. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. LV. 1888.
52. F. Schmidt, Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von Anodonta. Sitzungsber. naturf. Ges. Dorpat. 1885.
53. — Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. Jahrg. 51.

54. O. Schmidt, Zur Entwicklung der Najaden. Wiener Sitzungsber. Bd. XIX. 1856.
55. J. Voinea, Die Entwicklung der Kiemen der Najaden. Dissert. München 1903.
56. G. Wegener, Die Ectoparasiten der Fische Ostpreußens. Schriften d. Phys. ökon. Ges. Königsberg. 50. Jahrg. 1909.
57. Daisy Young, The Implantation of the Glochidium on the Fish. The University of Missouri Bulletin, Science Series. Vol. II. Nr. 1. Columbia 1911.

II. Allgemeine Literatur zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie.

58. K. Ahting, Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens von Mytilus edulis. (Vorläuf. Mitt.). Zool. Anz. Bd. XXIII.
59. — Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens der Lamellibranchiaten. Dissert. Rostock 1901. — Auch: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVI. 1901.
60. C. E. v. Baer, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Muscheln und über ein System von Wassergefäßen in diesen Tieren. Fror. Not. Bd. XIII. Nr. 265. 1826.
61. — Über den Weg, den die Eier unsrer Süßwassermuscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen. Meckels Arch. f. Anat. und Phys. 1830.
62. N. Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Russisch.) Nachr. v. d. k. Ges. d. Freunde d. Naturw., Anthrop. und Ethnogr. zu Moskau. T. XXIV. 1877.
63. J. Carrière, Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
64. J. TH. Catti, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten. Zool. Anzeiger. Bd. VI. 1883.
65. W. Döhring, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI. 1908.
66. G. A. Drew, Yoldia limatula. Mem. biol. Labor. John Hopkins University. Vol. IV. 3. 1899.
67. Life history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. Microscop. Scienc. Vol. XLIV. 1901.
68. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklung der Gastropoden. I. Bythinia tentaculata. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.
69. — Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
70. F. Gutheil, Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. Hft. 3. 1912.
71. B. Hatschek, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880.
72. Rose M. Highley and Harold Heath, The development of the Gonad and Gonoducts in two Species of Chitons. Biolog. Bulletin. Vol. XXII. Nr. 2. January 1912.

73. R. Horst, On the development of the European Oyster. Quart. Journ. Microscop. Science (N. S.). Vol. XXII. 1882.
74. R. T. Jackson, The development of the Oyster with remarks on allied genera. Proc. Bost. Soc. nat. hist. Vol. XXIII. 1888.
75. — Phylogenie of the Pelecypoda. Mem. Bost Soc. nat. hist. Vol. IV. 1890.
76. E. Korschelt, Über die Entwicklung von Dreissena polymorpha. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1891.
77. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Drittes Heft. Jena 1893.
78. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Teil 3. Mollusca. Jena 1900.
79. — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. N. F. 1903.
80. S. Lovén, Beiträge zur Kenntnis der Mollusca acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. Im Auszug übersetzt aus d. Abh. d. königl. schwed. Akad. Wiss. 1848.
81. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.
82. — Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Die Larvenperiode. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.
83. — Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1899.
84. — Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha Pall. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. Hft. 1. 1900.
85. — Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. Hft. 3. 1901.
86. — Referat über H. Otto und C. Tönniges Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Ref. 375. Zoolog. Centralblatt. Bd. XIII. 1906.
87. H. Otto und C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1905.
88. O. Pötzsch, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XX. Hft. 3. 1904.
89. R. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 3. 1912.
90. E. L. Rice, Gill Development in Mytilus. Biolog. Bullet. Vol. XIV. Nr. 2. January 1908.
91. J. A. Ryder, The metamorphosis and postlarval stages of development of the Oyster. Rep. U. S. Fish. Comm. for 1882 ersch. 1884.
92. W. Schimkewitsch, Note sur le développement des Céphalopodes. Zool. Anzeiger. Bd. IX. 1886.
93. R. Schwarz, Der Stilplan der Bivalven. Morphol. Jahrb. Bd. XXXVIII. 1908.

94. E. Seydel, Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Bd. XXVII. Jena 1909.

95. P. C. Sigerfoos, The Pholadidae: I. Note on the early stages of development. John Hopkins Univers. Circul. Vol. XIV. 1895.

96. — The Pholadidae: II. Note on the organization of the larva, and the postlarval development of Ship-worms. John Hopkins Univers. Circul. Vol. XV. 1896.

97. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschrift Nat. Bd. XXVIII. 1894.

98. — Die Urniere bei Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1897.

99. W. Stempell, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel und Schneckenschalen. Biolog. Centralbl. Bd. XX. Leipzig 1900.

100. — Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. Suppl. IV. Zweites Heft. 1898.

101. — Zur Anatomie von Solemya togata Poli. Zool. Jahrb. Bd. XIII. Jena 1900.

102. P. Splittstösser, Zur Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. Hft. 3. 1912.

103. J. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.

104. — Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verhandl. d. D. Zool. Ges. 2. Jahresv. z. Berlin. Leipzig 1892.

105. — Zur Cölomfrage. Zool. Anzeiger. Bd. XXV. 1902.

106. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.

107. — Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Pericardiums des Herzens und der Niere. Sitzungsber. Ges. Bef. ges. Nat. Marburg 1899.

108. H. Wallengren, Zur Biologie der Muscheln. 1) Die Wasserströmungen, 2) Die Nahrungsaufnahme. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund. Bd. XVI. Nr. 2 und 3. 1905.

109. E. Wasserloos, Die Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea und andern Acephalen des süßen Wassers. Zool. Jahrb. Bd. XXXI. Hft. 2. 1911.

110. F. Unger, Untersuchungen über die Teichmuschel. Wien 1827.

111. H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

Nachtrag.

112. G. E. Conklin, The embryology of Crepidula. Journal of Morphol. Vol. XIII. 1897.

*113. W. H. Dall, Lamellibranches sans branchies. Bull. Soc. zool. France. Tome XIII. 1888.

114. T. Freidenfeld, Das centrale Nervensystem von Anodonta. Biol. Centralblatt. Bd. XVII. 1897.

115. — Über den feineren Bau des Visceralganglions von Anodonta. Lund 1905.

116. O. und R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jena 1881.

*117. A. v. Leuwenhoek, Vierde Vervolg der Brieven. S. 693. 1694.
119. Th. List, Die Mytiliden des Golfes v. Neapel. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. 27. Monographie. 1902.
119. A. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der centralen Blutgefäße von Loligo. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. 1909.
120. — Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Teil: Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. III. Hft. 4. Jena 1913.
121. Nils Odhner, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. Hft. 2. 1912.
122. A. E. Ortmann, The breeding season of Unionidae in Pennsylvania. Nautilus. Vol. XXII. 1909.
123. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XI. 1891.
124. E. B. Wilson, The cell lineage of Nereis. Journal of Morphol. Vol. VI. 1892.
125. H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. D. zool. Ges. zu Heidelberg 1898. Leipzig 1898.
126. — »Leibeshöhle«. (Artikel im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. II. und V. Lieferung. Jena 1912.)

Erklärung der Abkürzungen.

abd, abdominales Sinnesorgan;
ado, adorales Sinnesorgan;
äh, äußere Herzwand;
äk, äußere Kieme;
bdg, Bindegewebe;
bl, Blastoporus;
byh, rudimentäre Byssushöhle;
byd, rudimentäre Byssusdrüse;
cg, Cerebralganglion;
cgk, Cerebralcommissur;
cvk, Cerebrovisceralcommissur;
cy, Cyste;
da, Darm;
das, Darmschlinge;
dd, Dünndarm;
dm, definitive Mantelzellen;
dmu, Darmmuscularis;
ds, definitive Schale;
ed, Enddarm;
eh, Eihülle;
ep, äußeres Mantelepithel;
es, Entodermsäckchen;
f, Fuß;
fh, Flimmerhaare;
fip, Fischepithel;
fl, Flimmerepithel;
fm, Fußmuskulatur;
fp, Fußepithel;
fs, Flossenstrahl;
fw, Fußwulst;
g, Geschlechtsorgan;
ga, Gonadenausführungsgang;
gö, Genitalöffnung;
gpg, Gonopericardialgang;
gz, Genitalzellen;
h, Herz;
ha, hintere Aorta;
hm, Herzmuskulatur;
hpn, gemeinsame Anlage von Herz, Pericard und Niere;
hp, g.A.v. Herz und Pericard;
hr, hinterer Retractor;
hs, hinterer Adductor;
ih, innere Herzwand;
iik, interlamellarer Raum der inneren Kieme;

ik, innere Kieme;
k, Kristallstiel;
kb, Kristallstielblindsack;
kf, Kiemenfalte;
kl, Kiemenlamelle;
kp, Kiemenpapille;
kpb, Kopfblase;
kr, Kriechrinne;
l, Ligament;
la, larvaler Adductor;
lao, laterales Sinnesorgan;
le, Leber;
lep, Ligamentepithel;
lf, Larvenfaden;
lfd, Larvenfadendrüse;
lm, larvale Mantelzellen;
lmu, Längsmuskulatur des Darmes;
loe, Leberöffnung;
ls, Lebersäckchen;
lsi, laterale Sinnesleisten;
lsl, larvale Schale;
lz, Leberzellen;
m, Mantel;
ma, Magen;
masch, dorsaler Mantelschlitz;
md, Mund;
mes, Mesodermstreifen;
mem, Membran;
mf, Mesenchym des Fußes;
ml, Mundlappen;
mr, Mantelrand;
ms, Mesenchymzellen;
msch, Mundschild;
my, Myocyten;
n, Niere;
nb, Nierenbläschen;
ng, Nierengang;
ns, Nierensack;
nsch, Nierenschleife;
nspr, Nierenspritze;
nz, Nierenzellen;
oes, Oesophagus;
op, oberer Pericardialraum;
osi, orale Sinnesleisten;
osph, Osphradium;
p, Pericard;
pb, Plasmabrücke;
pd, Pericardialdrüse;
pe, Pericardialepithel;
per, Periostracum;
pf, pseudopodienartige Fortsätze;
pg, Pedalganglion;
ph, Phagocyten;
pi, pilzförmige Körper;
pm, Perlmutterschicht;
png, Pericardialnierengang;
po, Polster d. rudimentären Byssushöhle;
pr, Protractor;
prs, Prismenschicht;
rk, Richtungskörperchen;
rm, Ringsmuskulatur des Darmes;
rpo, runde Kerne des Byssushöhlenpolsters;
s, Schale;
sb, Sinnesborsten;
sd, Schalendrüse;
sdf, Schalendrüsenfeld;
sg, seitliche Gruben;
sh, unpaares Schalenhäutchen;
sha, Schalenhaken;
shz, Schalenhakenzähnchen;
si, Atemsipho;
sl, Statolith;
sp, Sphincter;
sr, Spaltraum zwischen Darm und innerer Herzwand;
st, Statocyste;
sv, Sinus venosus;
sz, Schließzelle;
sza, Seitenzahn;
t, Typhlosolis;
up, unterer Pericardialraum;
ur, Ureter;
us, Umschlagstelle der äußeren in die innere Herzwand;
va, vordere Aorta;
vea, ventrale Wand der v. Aorta;
vg, Visceralganglion;
vh, Vorhof;
vr, vorderer Retractor;
vs, vorderer Adductor;
vst, Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nierenbläschen;
w, Wimperfeld;
zf, zipfelförmige Ausläufer der rud. Byssusdrüse.

Histologische Studien über Insekten.

IV. Die optischen Ganglien der Aeschna-Larven.

Von

Alexius Zawarzin,

Assistent am Anat.-histol. Laboratorium der Universität St. Petersburg.

Mit 19 Figuren im Text und Tafel I—VI.

Inhaltsverzeichnis.

Die Tatsache, daß das Nervensystem der Wirbellosen und der Wirbeltiere, sowohl seinem anatomischen als auch seinem histologischen Bau nach, sehr wenig gleiche Merkmale hat, stellt eine der schwierigsten Fragen der vergleichenden Neurologie dar.

Die Schwierigkeit der Lösung dieser Frage wird mehr dadurch vergrößert, daß neben einer großen Menge von Arbeiten über das Nerven-

system von Wirbeltieren, die außerdem vermittelst der neuesten neurologischen Methoden ausgeführt sind, wir nur sehr wenige ähnliche Untersuchungen über das Nervensystem der Wirbellosen besitzen.

Beim Vergleich haben wir daher stets nicht gleichwertige Größen. Einerseits das sehr ausführlich studierte Nervensystem nur eines Tiertypus, andrerseits bloß vereinzelte und häufig unzusammenhängende Beobachtungen des Nervensystems einzelner Vertreter sämtlicher übriger Typen. Außerdem jedoch nicht einmal aller, da meines Wissens wir über den feineren Bau des Nervensystems der Echinodermata fast vollkommen im Unklaren sind.

Mir scheint daher die dringendste Aufgabe der vergleichenden Neurologie zu sein, eine möglichst große Anzahl von Formen Wirbelloser zu studieren. Nur dann wird es möglich sein, irgendwelche allgemeine Schlüsse genauer zu begründen. —

Jedoch auch unter den vorhandenen Bedingungen gibt es ein Gebiet, in dem wir, wie es E. Radl (1912) in seinem unlängst erschienenen Werke gezeigt hat, genügend Material besitzen, um mehr oder weniger sicher vollkommen bestimmte Schlüsse ziehen zu können.

Es ist dieses das Gebiet der Sehorgane und der mit ihnen verbundenen Nervencentren, das von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt hatte und daher reicher an Befunden ist, als sämtliche übrigen.

Leider bedient sich E. Radl, indem er die Frage nach dem allgemeinen Plan der Sehcentren im ganzen Tierreich hervorhebt, vollkommen wissentlich ausschließlich derjenigen Befunde, die vermittelst der allgemeinen und nicht der speziellen, neurologischen Methoden erhoben worden sind.

Ich bin jedoch der Ansicht, daß seine Schlüsse nur dann eine sichere Basis haben werden, wenn sie von speziellen neurologischen Untersuchungen bestätigt werden. Das in Abredestellen einer Methode, wie es E. Radl tut, bedeutet jedoch noch nicht ein Inabredestellen der vermittelst dieser Methode erhaltenen Befunde.

Vorliegende Arbeit stellt einerseits eine Fortsetzung meiner Untersuchungen des Nervensystems der Insekten vor, andrerseits gibt sie, wie mir scheint, eine Reihe von Tatsachen zugunsten der neuen Theorie E. Radls.

Ich muß jedoch bemerken, daß meine Arbeit fast abgeschlossen war, als ich das Buch E. Radls erhielt, während mir seine vorhergehende Arbeit (1912) unbekannt war, so daß viele Schlüsse vollkommen selbständig von mir gemacht worden sind; die von E. Radl angestellten

Betrachtungen und angeführten Befunde haben die Überzeugung von ihrer Richtigkeit in mir noch mehr gekräftigt.

Kurze Literaturübersicht.

Als erster hat die optischen Ganglien bei einigen Insekten, hauptsächlich bei der Biene und der Ameise LEYDIG (1864) gefunden, der jedoch dieselben nur anatomisch untersuchte. Der folgende Forscher, der sich mit dieser Frage beschäftigte, war RABL-RÜCKHARD (1875), der jedoch zu den Beobachtungen LEYDIGS nichts Neues zufügte.

Erst CIACCIO beschrieb 1876 genauer den feineren Bau des ersten Ganglion opticum bei einer Mücke.

Die in demselben Jahre erschienene Arbeit von DIETL (1876) ist hauptsächlich dem Gehirn gewidmet und enthält nur indirekte Hinweise auf den Bau der Sehlappen bei *Carabus violaceus.* Ebenso umgeht diese Frage FLÖGEL (1878) und fügt über den Bau der optischen Ganglien nichts Neues hinzu.

BERGER gibt in seiner dem Gehirn im allgemeinen und speziell den Sehlappen der Arthropoden gewidmeten Arbeit eine genaue Beschreibung dieser letzteren bei einigen Insekten, unter andern auch bei *Aeschna*-Larven.

Das erste Ganglion beschreibt er unter dem Namen Retina. Dasselbe besteht nach der Ansicht BERGERS aus drei Schichten: einer äußeren Körnerschicht, einer mittleren Molekularschicht und einer inneren Ganglienzellenschicht. Darauf folgt das äußere Chiasma und das zweite Ganglion. Von den an der Oberfläche gelegenen Zellen sondert BERGER eine im Innern des Chiasmakegels gelegene Gruppe ab unter der Bezeichnung keilförmiges Ganglion; die Punktsubstanz des zweiten Ganglions nennt er äußeres Marklager. Auf das zweite Ganglion folgt das innere Chiasma und weiter das allseitig von Zellen umgebene dritte Ganglion oder das innere Marklager.

Die Arbeit von NEWTON (1879) ist dem Gehirn von *Blatta orientalis* gewidmet, gibt jedoch in der Frage über den Bau der optischen Ganglien keine neuen Befunde. In einer Reihe glänzender Arbeiten gibt VIALLANES von 1882 bis 1892 eine Menge von Befunden aus der Anatomie, Histologie und Embryologie des Nervensystems der Insekten (Fliege, Heuschrecke, Wespe). In sämtlichen Arbeiten beschreibt er genau die optischen Ganglien. Ich werde hier nur eine Arbeit berücksichtigen, die die optischen Ganglien von *Aeschna maculatissima* betrifft, die somit unmittelbar mein Thema berührt. VIALLANES hat diese Ganglien sowohl bei Larven als auch bei den Imagines untersucht.

Die Beschreibung der Larvenaugen stimmt im allgemeinen mit derjenigen Bergers überein, nur gibt Viallanes seine eigene Terminologie. Die Retina von Berger bezeichnet er als lame ganglionnaire. Das keilförmige Ganglion als ganglion en coin.

Außerdem beschreibt er ausführlich die in den optischen Centren vor sich gehenden Veränderungen bei der Metamorphose der Larve in das erwachsene Insekt. Diese Veränderungen betreffen nur das erste Ganglion (lame ganglionnaire), welches bei den Larven der Form des Auges nicht entspricht und dieselbe unter allmählicher Veränderung im Verlauf der Metamorphose annimmt.

S. J. Hickson (1885) beschreibt die optischen Ganglien bei *Musca vomitoria* und gibt hierbei seine eigene Terminologie. Das erste Ganglion nennt er Perioptieum, das zweite Epiopticum und das dritte Opticum.

Im Jahre 1888 erschien die sehr ausführliche Arbeit von Cuccati über das Gehirn von *Somomya erytrocephala*, in welcher sowohl die optischen Ganglien selber als auch ihre Verbindung mit dem Gehirn genau beschrieben werden. Die Verbindung der Ganglien mit verschiedenen Abschnitten des Gehirns ist eine ungemein komplizierte, vermittelst mindestens sieben verschiedener Bahnen.

Cuccati gibt für die optischen Ganglien wieder seine Terminologie: so bezeichnet er das zweite Ganglion als äußerer geschichteter Körper, das dritte als innerer geschichteter Körper.

Von 1897 an erscheint bereits eine Reihe von Arbeiten, die vermittelst spezieller neurologischer Methoden hauptsächlich vermittelst der Methode von Golgi und dem Methylenblauverfahren ausgeführt sind.

Kenyon (1897) veröffentlichte neben seiner Arbeit über das Gehirn der Biene (1896) auch seine Beobachtungen über die Beziehungen der Elemente in den optischen Ganglien dieses Insektes zu einander, die er vermittelst eines modifizierten Golgi-Verfahrens erhoben hatte. Nach diesen Beobachtungen endigen die Retinafasern mit keulenförmigen Anschwellungen innersten Ganglion. Hier treten sie in Kontakt mit den Fortsätzen von in jenem eingelagerten unipolaren Zellen. Diese Fortsätze treten unter Bildung des äußeren Chiasma in das zweite Ganglion ein und endigen in ihm. Auf dieselbe Weise verbinden unipolare Zellen des zweiten Ganglions dieses mit dem dritten, die Fortsätze von Zellen des letzteren verlaufen alsdann weiter ins Gehirn. Die großen neben dem zweiten und dritten Ganglion gelegenen Zellen entsenden Fortsätze, die nach einer T-förmigen Teilung einen Ast in die Marksubstanz des entsprechenden Ganglions, wo sie weit ausgebreitete Verzweigungen bilden, den andern ins Gehirn abgehen lassen.

Die folgende sowohl mit der GOLGI-Methode als auch vermittelst des Methylenblauverfahrens ausgeführte Arbeit von B. HALLER (1904), enthält unter anderem eine Beschreibung der optischen Ganglien von Wasserjungfern. Seine Befunde unterscheiden sich jedoch dermaßen von den Beobachtungen sämtlicher übrigen Forscher, seine Schemata sind dermaßen weit entfernt von den Schemata letzterer, daß seine Beobachtungen durchaus nicht berücksichtigt werden können. Offenbar stand er zu sehr unter dem Einfluß seiner Kontinuitätstheorie und hat unter diesem Einflusse vollkommen verschiedenes miteinander vereinigt.

Die Arbeit von JANET (1905) über den Kopf von *Lasius niger* habe ich nicht in Händen gehabt, soviel ich jedoch nach den Referaten beurteilen kann, bezieht sie sich mehr auf die Metamerie und gibt keine neuen Befunde über die Struktur der optischen Ganglien.

In einer kleinen Bemerkung beschreibt VIGIER (1908) die Beziehungen der Retinafasern zu den Zellen des ersten Ganglions bei *Calliphora*, die er an vermittelst des GOLGI-Verfahrens erhaltenen Präparaten beobachtet hat.

Im Jahre 1909 veröffentlichte R. CAJAL eine große Arbeit über die optischen Ganglien von *Musca vomitoria*, ausgeführt vermittelst der Methode von GOLGI.

Die Arbeit ist in spanischer Sprache in einem spanischen Journal erschienen und daher unbekannt geblieben; die nachfolgenden Autoren zitieren sie augenscheinlich nicht, weil sie sie nicht kennen.

Die Beobachtungen CAJALS fallen mehr oder weniger mit denjenigen von KENYON und VIGIER überein nur in dem Teile, welcher das erste Ganglion betrifft. Bereits im zweiten Ganglion ist bei R. CAJAL kein Element in Übereinstimmung mit den von KENYON beschriebenen Nach R. CAJAL tritt keine einzige Zelle mit ihren Fortsätzen aus dem Bereich des Ganglions heraus, mit dem Gehirne ist es jedoch vermittelst besondrer centrifugaler Fasern verbunden u. dgl. Das dritte Ganglion hatte sich bei R. CAJAL nicht gut imprägniert, infolgedessen viele Beziehungen ihm selber unklar geblieben sind. Bei dieser interessanten Arbeit will ich mich hier nicht länger aufhalten, weil ich auf dieselbe noch mehrfach bei der Schilderung meiner Beobachtungen zurückkehren werde.

Die Arbeit von JONESCU (1909) über das Gehirn der Biene, die gleichfalls vermittelst des Verfahrens von GOLGI, sowie desjenigen von R. CAJAL ausgeführt worden ist, betrifft auch die optischen Bahnen. Diesem Forscher sind jedoch die Beziehungen der einzelnen Elemente

nicht genügend klar geworden, derart ist wenigstens der Eindruck, den sein Text und seine Zeichnungen hinterlassen. Jedenfalls unterscheiden sich seine Befunde selbst betreffs des ersten Ganglions scharf von denjenigen von Kenyon, Vigier und R. Cajal und haben mehr gemein mit denjenigen B. Hallers, obgleich auch er keinerlei plasmatische Verbindungen zwischen den Zellen beobachtet hat.

Zum Schluß halte ich es für notwendig, die interessanten Arbeiten (1902, 1912) von Radl zu erwähnen, welche einen dermaßen weiten Kreis von Begriffen umfassen, daß dieselben nur einigermaßen in dieser kurzen Übersicht zu berühren, fast unmöglich ist. Radl sucht nach allgemeinen Bauprinzipien des Nervensystems sämtlicher Tiere und findet dieselben, und zwar an dem Beispiel der Sehcentren. Hier findet er eine Reihe von Strukturen, die den Centren aller Tiere zukommen: wie z. B. die Schichtung, Knäuel, Kaskadenfasern, Chiasmata u. dgl. Zu diesem Zwecke hat E. Radl eine Reihe von Sehcentren, darunter diejenigen von Schmetterlingen, der Fliege und der Wasserjungfern untersucht.

Leider hat er keine speziellen Methoden der Untersuchung des Nervensystems angewandt (was übrigens bei der Menge von Material, die er gibt, unmöglich wäre); diese jedoch geben, wie es meiner Ansicht nach aus vorliegender Arbeit und den entsprechenden Arbeiten meiner Vorgänger hervorgeht, eine genügende Anzahl von Tatsachen, die, wie es mir scheint, sehr wesentlich die These über den allgemeinen Bauplan der Sehcentren argumentieren. Ohne hier weiter auf die Arbeiten von Radl einzugehen (ich werde noch mehrfach Gelegenheit haben, auf dieselben zu verweisen) gehe ich nunmehr zur Schilderung meiner eigenen Beobachtungen über.

Material und Methode.

Als Material dienten mir für meine Beobachtungen die Larven dreier *Aeschna*-Larven: *grandis, juncea* und *cyanea.*

Die Gründe, die mich veranlaßten, gerade diese Formen auszuwählen, habe ich bereits ausführlich in meiner ersten Arbeit (1911) mitgeteilt, werde mich deshalb bei denselben nicht weiter aufhalten. Es sei nur vermerkt, daß diese Gründe rein technischer Natur sind. Diese Larven kann man jederzeit selbst im Winter in großer Zahl erhalten außerdem färbt sich ihr Nervensystem leicht mit Methylenblau, was desgleichen äußerst wichtig ist, da nicht jedes Insekt für dieses Verfahren geeignet ist.

Vorliegende Arbeit ist außerdem eine Fortsetzung meiner Untersuchungen des Nervensystems der *Aeschna*-Larven; wenngleich ich hier auch allgemeinere Fragen berühre, so hatte ich dennoch nicht die Möglichkeit, ein größeres vergleichbares Material zu untersuchen. Den Grund dafür gibt wieder die äußerste Launenhaftigkeit der Methode und die Notwendigkeit, sich derselben für jedes Objekt anzupassen.

Das Alter der zur Untersuchung gelangten Larven schwankt etwa um ein Jahr herum, dieselben waren somit mittlerer Größe. Derartige Larven sind besonders für die Methylenblaumethode geeignet, da die aus ihren Ganglien angefertigten Totalpräparate hinreichend dünn sind um mit Immersionssystemen betrachtet zu werden, gleichzeitig sind sie jedoch auch hinreichend groß, um die erforderlichen Organe rasch und leicht auspräparieren zu können.

Die Artunterschiede, die ich bei der weiteren Schilderung außer Acht lasse, betreffen den histologischen Bau garnicht.

Im ganzen habe ich etwa 200 Larven vermittelst des Verfahrens von Golgi und etwa 500 vermittelst der Methylenblaumethode untersucht.

Die Methylenblaumethode ist dermaßen launisch, besonders in Anwendung für Wirbellose, daß nur persönliche Erfahrung es möglich macht, gewisse Resultate zu erlangen und Hinweise keine wesentliche Hilfe erweisen können.

Den von mir untersuchten Larven injizierte ich vermittelst einer Pravazschen Spritze in die Leibeshöhle Methylenblaulösungen verschiedener Konzentration (von $^1/_{12}\%$—$^1/_4\%$) in physiologischer Kochsalzlösung (0,75%). Hiernach verblieben die Larven $^1/_2$—$1\,^1/_2$ Stunden im Wasser. Darauf wurden sie rasch eröffnet, das Gehirn mit den optischen Ganglien wurde rasch herauspräpariert und für einige Zeit (bis zu $^1/_2$ Stunde) in eine feuchte Kammer untergebracht. Darauf folgt: die Fixierung im Verlaufe von 24 Stunden in 8—10% Lösungen von molybdänsaurem Ammonium, Auswaschen in destilliertem Wasser, rasches Entwässern in absolutem Alkohol, Aufhellen in Xylol und Einschließen in Damar-Xylol.

Aus den mit Methylenblau gefärbten Objekten habe ich nur Totalpräparate angefertigt. Derartige Präparate ergeben sehr viel für die Klarstellung der allgemeinen Beziehungen, sowie einige Details besonders im ersten Ganglion opticum.

Diese Präparate sind jedoch wenig tauglich für eine Klarstellung

der Beziehungen einzelner Elemente in geschichteten Organen, zu denen auch die optischen Ganglien gehören.

Ich wandte daher das Verfahren von Golgi an, welches es gestattet, auch Schnitte zu untersuchen. Das Golgi-Verfahren gelingt an *Aeschna*-Larven ungemein leicht.

Ich habe folgendes Gemisch angewandt: zu 50 ccm einer 3,5%igen Lösung von doppeltchromsaurem Kali wurden 12 ccm einer 1%igen Osmiumlösung zugefügt. In diesem Gemisch verblieben die oberen Schlundganglien mit den Schlappen im Verlaufe von 4 Tagen im Dunkeln; ohne sie auszuwaschen, wurden sie in eine 0,75%ige Lösung von salpetersaurem Silber übertragen und für 3 Tage dem Lichte ausgesetzt. Darauf folgt ein rasches (im Verlaufe von 1—2 Stunden) Einbetten in Celloidin und die Anfertigung von Schnitten. Ich fertigte Schnitte von 50 μ an und breitete sie serienweise auf großen (30 × 40 mm) Deckgläsern aus. Vermittelst einiger Tropfen eines Äther-Alkoholgemisches klebte ich die Serien ans Glas an. Darauf wurde das Glas mit der Serie zum Entwässern in 96° Alkohol, zur Aufhellung in Creosot übergeführt; das Creosot spülte ich mit reinem Xylol ab und bedeckte die Schnitte mit einer Schicht Damar-Xylol. Nach einiger Zeit, wenn der Damarlack genügend ausgetrocknet war, verfuhr ich mit der Serie folgendermaßen: Auf einen grossen (40 × 76 mm) Objektträger klebte ich zwei vermittelst eines Diamanten aus einem dickeren Glase ausgeschnittene, schmale Streifen dermaßen auf, daß das aufgelegte Deckglas mit den entgegengesetzten Rändern auf den Glasstreifen zu liegen kam. Darauf legte ich das Deckglas mit der Damaxylolschicht und der Serie nach abwärts gekehrt auf die Glasstreifen des Objektträgers auf. Ich führte diese Manipulationen aus dem Grunde aus, weil die nach Golgi behandelten Präparate nicht mit einem Deckglase bedeckt werden dürfen und daher mit starken Vergrößerungen und besonders mit Immersionssystemen nicht betrachtet werden können. Durch die angeführte Anfertigungsweise der Präparate hatte ich diese Möglichkeit erlangt, da zur Objektivlinse des Mikroskopes die freie Fläche des Deckglases gerichtet war, während auf der andern Seite derselben die Serie angeklebt war.

Außer des Golgi- und des Methylenblauverfahrens habe ich zur Kontrolle meiner Beobachtungen auch die gewöhnlichen, allgemeinen Methoden angewandt. Für die Fixierung wandte ich hauptsächlich das Gemisch von Carnoy und von Herrmann an, für die Färbung das Eisenhämatoxylin von Heidenhain mit vorhergehender Färbung in Bordeaux-R., sowie auch Safranin mit Lichtgrün. Zur

Entfernung des Pigmentes benutzte ich mit Chlor gesättigten Alkohol von 70°.

Zum Studium des feineren Baues der Nervenelemente versuchte ich auch das Verfahren von R. Cajal und Bielschowski anzuwenden jedoch selbst nach sehr lange andauernden Versuchen gaben sie mir fast nichts.

Mit demselben Resultat hat unter andern auch R. Cajal sein Verfahren bei seiner Arbeit über die Sehcentren der Fliege angewandt. Augenscheinlich sind diese Verfahren für Insekten wenig tauglich.

Meine Arbeit ist somit fast ausschließlich vermittelst der Methode von Golgi und des Methylenblauverfahrens ausgeführt.

Diese Methoden sind vielfach angegriffen worden, in der letzten Zeit noch von Radl. Als Hauptargument wird gegen sie vorgeführt, daß auf den vermittelst dieser Verfahren erhaltenen Präparaten irgend ein isoliertes Element herausgerissen wird, oder auch nur ein Teil eines solchen, infolgedessen können keine genauen Vorstellungen erhoben werden, sowohl vom allgemeinen Bilde als auch von den Wechselbeziehungen der Elemente, die dasselbe bilden. Dieser Vorwurf ist durchaus gerechtfertigt, wenn es sich um die Beschreibung irgend eines Gebildes nach einem einzigen gelungenen Präparate handelt, dieser Vorwurf kann freilich in geringerem Maße auch jeder andern Methode gemacht werden.

Dieser Vorwurf kann somit sehr leicht beseitigt werden, es ist dazu nur erforderlich eine genügend große Anzahl von Präparaten zu untersuchen.

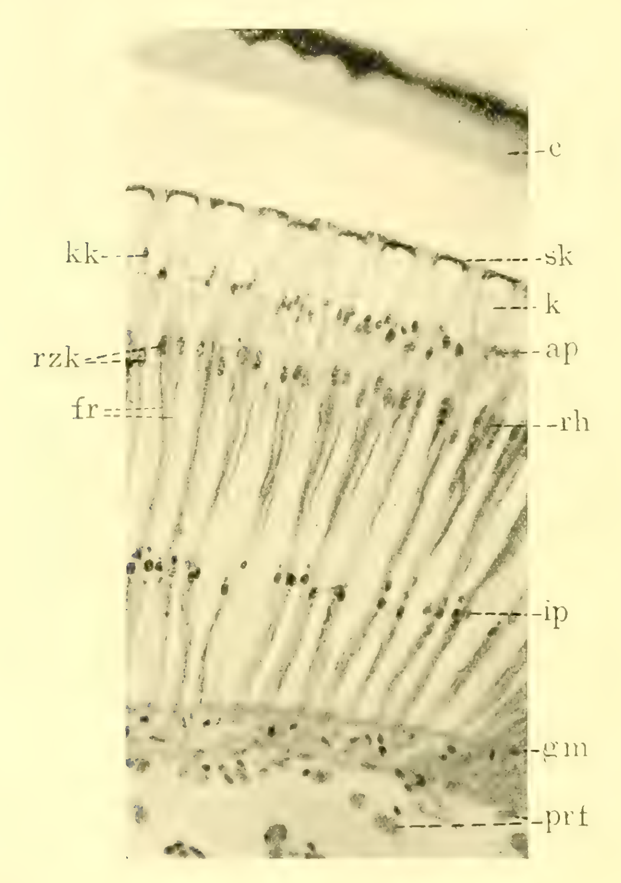
Ich glaube, daß ich dieses getan habe, denn wie ich bereits oben erwähnt habe, so habe ich etwa 700 Larven untersucht. Außerdem muß ich jedoch vermerken, daß sämtliche von den erhaltenen Präparaten lege artis waren, in die angegebene Zahl füge ich natürlich nicht die Präparate ein, an denen ich die Methoden ausversuchte.

Eigne Beobachtungen.

A. Allgemeine Schilderung des Baues der Augen und der optischen Ganglien.

Bevor ich zur Schilderung meiner Beobachtungen über die Beziehungen der Nervenelemente in den optischen Ganglien der *Aeschna*-Larven übergehe, halte ich es für notwendig, zunächst eine allgemeine Schilderung in rein topograpischer Hinsicht des Baues sowohl dieser Ganglien als auch der Augen zu geben.

Zunächst will ich auf die Orientierung hinweisen, deren ich mich bei der weiteren Darstellung bedienen werde. Bei den Larven ist der Kopf nämlich horizontal gestellt, bei der Imago senkrecht. Das obere Schlundganglion und die Sehlappen folgen jedoch nicht diesen Veränderungen in der Orientierung des Kopfes.

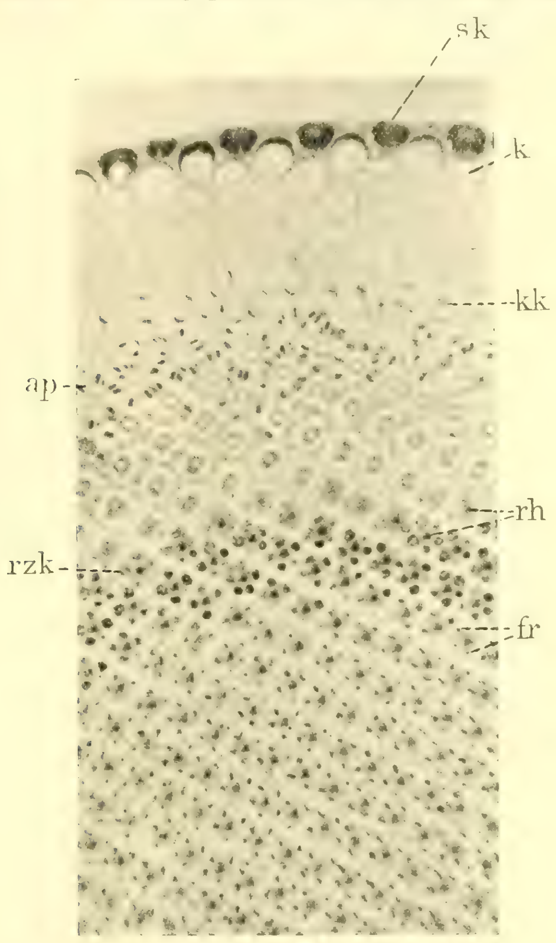


Textfig. 1.

Senkrechter Schnitt durch das Auge einer *Aeschna*-Larve. Eisenhämatoxylin, Bordeaux-R. Mikrophotographie. *C*, Corneolae; *Sk*, SEMPERsche Kerne; *K*, Kristallkegel; *kk*, Kerne des Kristallkegels; *ap*, Kerne der äußeren Pigmentzellen; *rzk*, Kerne der Retinazellen; *rh*, Rhabdom; *fr*, Fibrillen der Retinazellen; *ip*, Kerne der inneren Pigmentzellen; *gm*, Grenzmembran; *prf*, Bündel postretinaler Fasern.

Viallanes (1884), dem wir hauptsächlich unsre Kenntnisse über den Bau der optischen Ganglien der Libellen verdanken, orientiert seine Schnitte nach der Imago, infolgedessen er eine recht verwickelte Terminologie erhält.

Da ich erwachsene Formen nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe, so werde ich der Bequemlichkeit wegen mich nur an die Larven halten, und bezeichne als vertikale Schnitte diejenigen, die in senkrechter Richtung quer durch den Kopf gelegt sind, wenn wir



Textfig. 2.

Tangentialschnitt durch das Auge einer *Aeschna*-Larve. Eisenhämatoxylin. Bordeaux-R. Mikrophotographie. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in Textfig. 1.

uns die Larve auf einer horizontalen Fläche liegend vorstellen; horizontale Schnitte sind somit diejenigen, die parallel der oberen Kopffläche verlaufen (frontale nach VIALLANES). Die parallel der Sagittalebene durchgelegten Schnitte bezeichne ich als tangentiale.

Die Augen selber der *Aeschna*-Larve sind am genauesten von

Carrière (1885) beschrieben worden. zu dem von ihm gegebenen kann ich meinerseits nur weniges zufügen. Diese Augen gehören dem Typus der eukonen Augen nach Grenacher an. d. h. sie besitzen einen echten Kristallkegel.

Jedes Ommatidium besteht somit aus folgenden Teilen: Unmittelbar unter der Corneola (*c*, Textfig. 1) liegen je vier Zellen mit den sogenannten Semperschen Kernen (*Sk*, Textfig. 1, 2), auf welche der halbflüssige, desgleichen aus vier Teilen bestehende Kristallkegel folgt (*k*, Textfig. 1, 2).

An den Kristallkegel schließen sich zwei Zellen an, deren Kerne, die sog. Kerne des Kristallkegels, stets gut wahrnehmbar sind (*kk*, Textfig. 1, 2).

Die Kristallkegel, besonders ihre proximalen Enden werden von den äußeren oder pupillaren Pigmentzellen umgeben (*ap*, Textfig. 1 und 2).

Weiterhin folgen die Retinae mit den Rhabdomen. Jede Retina wird von vier Retinazellen gebildet (Textfig. 2), was eine Ausnahme unter den Insekten bildet, da meistens ihre Zahl sieben beträgt, die normale Zahl wird in letzter Zeit (Dietrich, 1909) mit acht angenommen. Die Retinazellen gruppieren sich etwas asymmetrisch neben dem Rhabdom, wobei sie auf dem Querschnitt mit ihren Achsen eine Trapezfigur bilden, wie sie ausgezeichnet auf der Textfig. 2 sichtbar ist. Eine gleiche Erscheinung hat auch Dietrich zuerst bei den *Diptera* beobachtet.

Die Zahl der Retinazellen in den einzelnen Retinulae kann auch fünf betragen, so daß hier offenbar eine Reduktion vorliegt. Sämtliche Zellen sind besonders an ihren distalen Enden pigmentiert, hier liegen auch ihre Kerne (*rzk*, Textfig. 1, 2).

Außerdem erstreckt sich in jeder Retinazelle von der Grenzmembran bis zum Kern eine Faser, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin nach der Fixierung nach Carnoy färbt (*fr*, Textfig. 1, 2). Bei der Frage, was dieses interessante Gebilde vorstellt, kann ich mich hier nicht aufhalten, da ich nicht über ein genügendes Material zur Lösung derselben verfüge. Es ist möglich, daß sie eine Modifikation des neurofibrillären Apparates darstellt, obgleich dagegen der Umstand spricht, daß jenseits der Grenzmembran, in den postretinalen Fasern diese Fibrillen nicht gefärbt werden und ferner die Tatsache ihrer Färbung nach dem Heidenhainschen Verfahren.

Die Rhabdome erstrecken sich längs der ganzen Retinula; irgendwelche Teilung derselben in einzelne Rhabdomeren ist nicht zu erkennen.

Die inneren oder retinalen Pigmentzellen umgeben die Retinulae;

ihre Kerne sind ungefähr in der Höhe des mittleren Abschnittes der letzteren näher zu ihrem proximalen Ende angeordnet (*ip*, Textfig. 1, 2).

Das Auge ist von der Kopfhöhle durch eine besondere Grenzmembran abgegrenzt; durch Öffnungen derselben treten sowohl die das Auge versorgenden und gleichzeitig als Stützskelet dienenden Tracheen, als auch die Fortsätze der Retinazellen durch. Letztere sammeln sich zu Bündeln, die in Gestalt der postretinalen Fasern nach der Terminologie VIALLANES in die Sehlappen des oberen Schlundganglions eintreten.

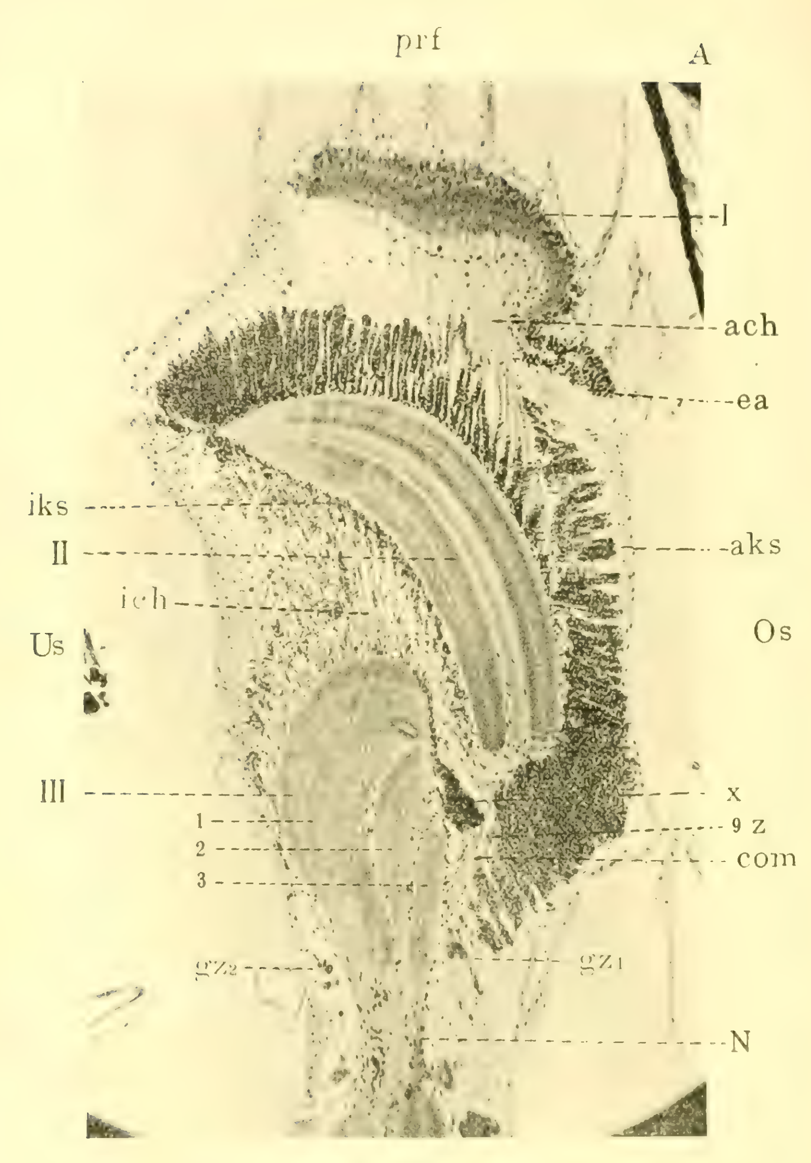
Jeder Sehlappen besteht aus drei Teilen, aus drei gesonderten Ganglien. Diese haben einen größeren Durchmesser von vorne nach hinten und erstrecken sich mit Ausnahme des ersten hauptsächlich in einer horizontalen Ebene. Ihre Beziehungen sind daher am besten auf senkrechten Schnitten sichtbar.

Beim Studium der optischen Ganglien der Insekten stoßen wir auf eine sehr verwickelte Terminologie, mit der nur gebrochen werden kann durch eine eigene Terminologie; eine solche werde ich auch weiter unten geben, wobei ich mich teilweise an die Terminologie von RADL halte, welche sich schon dadurch vorteilhaft von den andern unterscheidet, daß sie für alle differenzierten Sehcentren anwendbar ist.

Die drei Ganglien, aus denen jeder Sehlappen besteht, können in der Richtung vom Auge als erstes, zweites und drittes Ganglion opticum (Textfig. 3, I, II, III) bezeichnet werden. Bei den *Aeschna*-Larven ist das erste Ganglion in einiger Entfernung vom Auge gelegen; in ihn treten die Bündel der postretinalen Fasern ein.

Dieses Ganglion (Retina nach BERGER, lame ganglionaire nach VIALLANES, periopticon nach HICKSON) entspricht seiner Form nach ungefähr der Form des Auges: ist demselben annähernd parallel gelegen und in der Richtung von vorn nach hinten ausgezogen. — Auf einem senkrechten Schnitte erscheint es somit als eine relativ kleine Masse (Textfig. 3, I), die unter einem scharfen Winkel zum zweiten Ganglion gelegen ist.

Auf diesem Schnitt ist es außerdem sichtbar, daß das erste Ganglion nicht in seiner ganzen Ausdehnung einen gleichen Bau aufweist, sondern im oberen Teile viel dünner ist und allmählich schwindet, wobei es einen embryonalen Charakter annimmt (Textfig. 3, *ea*). In diesen Abschnitt dringen keinerlei Nerven aus dem Auge ein, ebenso wie aus

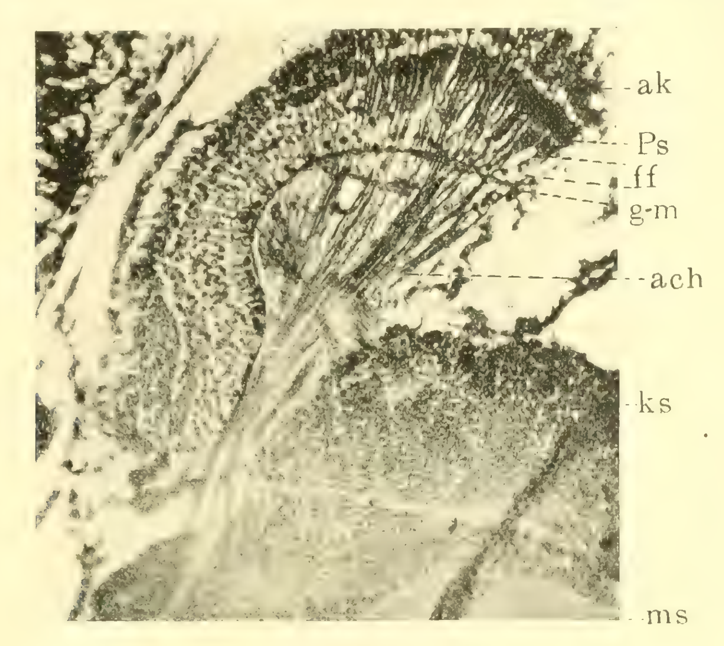


Textfig. 3.

Senkrechter Schnitt durch die optischen Ganglien einer *Aeschna*-Larve. Eisenhämatoxylin, Bordeaux-R. Mikrophotographie. *prf*, postretinale Fasern; *A*, Auge; *I*, erstes Ganglion opticum; *ach*, äußeres Chiasma; *ea*, embryonaler Anteil des ersten Ganglions; *II*, zweites Ganglion opticum; *aks*, dessen äußere Körnerschicht; *iks*, dessen innere Körnerschicht; *ich*, inneres Chiasma; *x*, zapfenartiges Gebilde; *III*, drittes optisches Ganglion; *1, 2, 3*, seine drei Teile; *Com*, Commissur zwischen dem II. und III. Ganglion; gz_1, gz_2, Gruppe großer Nervenzellen; *N*, Bündel der Sehfasern; *Os* und *Us*, obere und untere Seite.

ihm keine Fasern in das Chiasma übergehen. — Dieser Abschnitt ist offenbar tatsächlich ein embryonaler Teil des Ganglions, welcher sich bei der Verwandlung der Larve in die Imago entwickelt, deren Augen bedeutend größer sind, infolgedessen auch das erste Ganglion eine größere Oberfläche haben muß. Mit dieser Annahme stimmen auch die Beobachtungen von VIALLANES vollkommen überein.

Das erste Ganglion selber besteht aus drei Schichten: einer äußeren aus kleinen Zellen zusammengesetzten, von denen auf den gewöhnlichen



Textfig. 4.

Senkrechter Schnitt durch das erste Ganglion opticum und das äußere Chiasma einer *Aeschna*-Larve. Silberimprägnation nach R. CAJAL. Mikrophotographie. *ak*, äußere Körnerschicht; *Psff*, Palissadenschicht; *Gm.*, Grenzmembran; *ach*, äußeres Chiasma; *ks*, Kernschicht; *ms*, Marksubstanz des zweiten Ganglions.

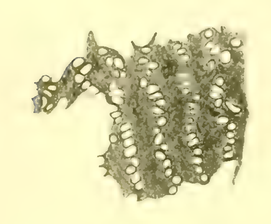
Präparaten nur die Kerne sichtbar sind, infolgedessen es als äußere Körnerschicht bezeichnet werden kann (*ak*, Textfig. 4); einer mittleren Markschicht, in der eine palissadenförmige Faseranordnung wahrnehmbar ist, zu denen sich im äußeren Abschnitt besondre Spindel und Knäuel hinzugesellen (HICKSON, JONESCU, RADL), infolgedessen der äußere Abschnitt dieser Schicht dunkler erscheint (*ps*).

Unterhalb der Markschicht liegt eine besondere Grenzmembran, die erstere von dem äußeren Chiasma abgrenzt, eine derbe Membran,

in welcher in horizontalen Reihen Öffnungen für den Durchtritt der Chiasmafasern angeordnet sind (Textfig. 5).

Auf die Grenzmembran folgen einzelne locker gelagerte Kerne, die denselben Charakter aufweisen wie diejenigen in der äußeren Körnerschicht (Textfig. 3 und 4).

Die aus dem ersten Ganglion durch die Öffnungen der Grenzmembran hindurchtretenden Fasern bilden ein Chiasma, welches infolge der wechselseitigen Lagerung sowohl der Ganglien als auch der Bündel hauptsächlich in einer senkrechten Ebene erfolgt, sodaß das äußere Chiasma nur auf senkrechten Schnitten wahrgenommen werden kann. Die bündelweise durch die Öffnungen der Grenzmembran hindurchtretenden Fasern kreuzen sich auch bündelweise wie es die Textfig. 4 (*ach*) zeigt.



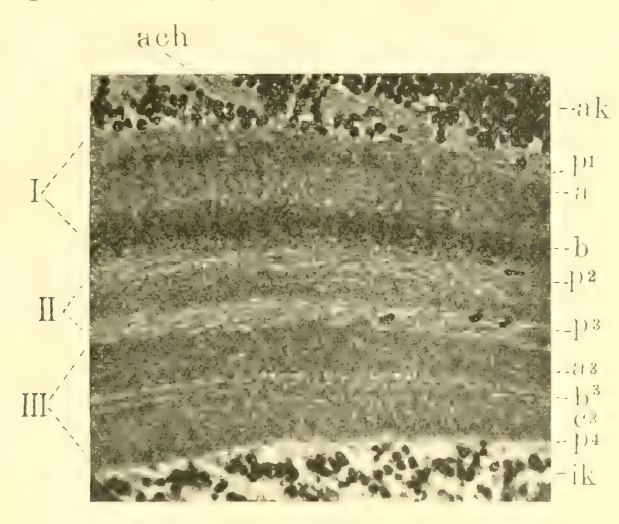
Textfig. 5.
Grenzmembran des ersten Ganglions. Imprägnation nach GOLGI. Flachschnitt.

Das zweite Ganglion opticum (äußeres Marklager von BERGER, masse medulaire externe nach VIALLANES, epiopticum nach HICKSON, äußerer geschichteter Körper nach CUCATTI) ist vorwiegend in einer horizontalen Ebene angeordnet, parallelden Hautdecken des Kopfes. In ihm können folgende Teile unterschieden werden (Textfig. 3): Außen liegt eine Schicht kleiner Nervenzellen, die die gesamte Außenfläche des Ganglions, angefangen von seinem unteren Winkel überzieht; am inneren Ende geht sie in eine an die Commissur (*com*) sich anschließende Zellgruppe über. — Diese Schicht ist die äußere Körnerschicht (*aks*). Durch dieselbe treten die Bündel des äußeren Chiasmas hindurch, indem sie in ihr eine Zellgruppe, die ungefähr in ihrem mittleren Abschnitt liegt, abscheiden; diese Zellgruppe bezeichnet VIALLANES als ganglion en coin und BERGER als keilförmiges Ganglion. Wie aus dem folgenden ersichtlich sein wird, so unterscheiden sich die Zellen dieser Gruppe in nichts von den andern Zellen der äußeren Körnerschicht, es liegt daher kein Grund vor, sie in ein besonderes Ganglion abzuscheiden.

An der Stelle, wo die äußere Körnerschicht des zweiten Ganglions an die Commissur herantritt, liegt in ihr eine kleine Gruppe großer Nervenzellen (*gz*, Textfig. 3), die auf dieser Figur nicht genügend deutlich hervortreten, während sie gut auf der Textfig. 7 (*gz*) sichtbar sind.

Unterhalb der centralen Markschicht des zweiten Ganglions liegt eine kleine Schicht locker angeordneter kleiner Zellen, die innere Körner-

schicht (*iks*, Textfig. 3, *ik*, Textfig. 6). Die Marksubstanz selber des zweiten Ganglions hat einen äußerst komplizierten Bau. Sie enthält fast keine Kerne und weist eine scharfe Schichtung auf. Die gesamte centrale Substanz des zweiten Ganglions zerfällt zunächst in drei Schichten, eine mächtigere äußere und innere (I und III, Textfig. 6) und eine dünnere mittlere (II). Die Schichten sind durch helle Zwischenschichten von einander geschieden (p_2 und p_3). In der ersten Schicht ist noch eine dunklere äußere Zwischenschicht (*a*) zu erkennen, ihr innerer Teil hat einen palissadenförmigen Bau.



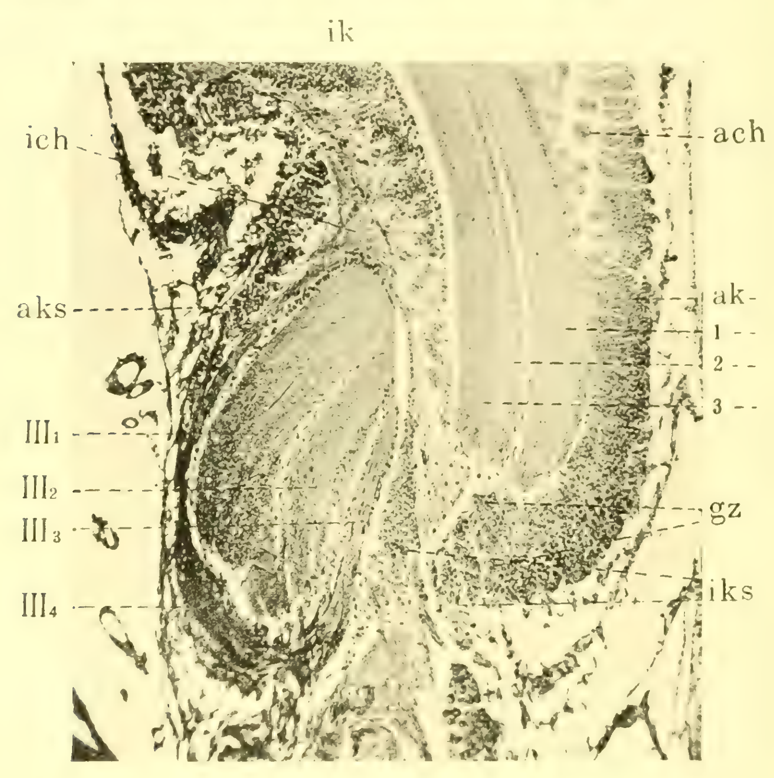
Textfig. 6.

Mittlerer Teil des zweiten Ganglion opticum einer *Aeschnala*-Larve. Eisenhämatoxylin, Bordeaux-R. Mikrophotographie. *ach*, Fasern des äußeren Chiasma; *ak*, äußere Körnerschicht; *ik*, innere Körnerschicht; *I, II, III*, die drei Hauptschichten der Marksubstanz; p^1, p^2, p^3, p^4, Schichten der horizontalen Geflechte; *a*, Zwischenschicht der I. Schicht; a^3, b^3, c^3, Zwischenschichten der III. Schicht.

Die zweite Schicht weist keine besondere Struktur auf, die dritte wird durch helle Linien in drei ungleiche Lagen geschieden: eine dickere äußere und innere (a^3, c^3) und eine dünnere mittlere (b^3).

Von der Außenfläche des zweiten Ganglions treten, wie bereits erwähnt, Fasern aus dem äußeren Chiasma ein, von derselben Fläche entspringen auch die Fasern des inneren Chiasma (*ich*, Textfig. 3, 7), außerdem entspringen vom inneren Rande des Ganglions, von den verschiedenen Schichten seiner Marksubstanz ein Faserbündel, die Commissur (*com*, Textfig. 3), die in zwei Teile geteilt ist, der eine derselben dringt in das dritte Ganglion ein, der andere in das obere Schlundganglion.

Das dritte Ganglion opticum (inneres Marklager von BERGER, masse medulaire interne nach VIALLANES, opticum nach HICKSON, innerer geschichteter Körper nach CUCCATI) ist desgleichen mehr in der horizontalen Ebene angeordnet und stellt seiner Lage nach gleichsam das Spiegelbild des zweiten Ganglions dar. Seine Zelldecke ist schwächer entwickelt als in den beiden ersten Ganglien.

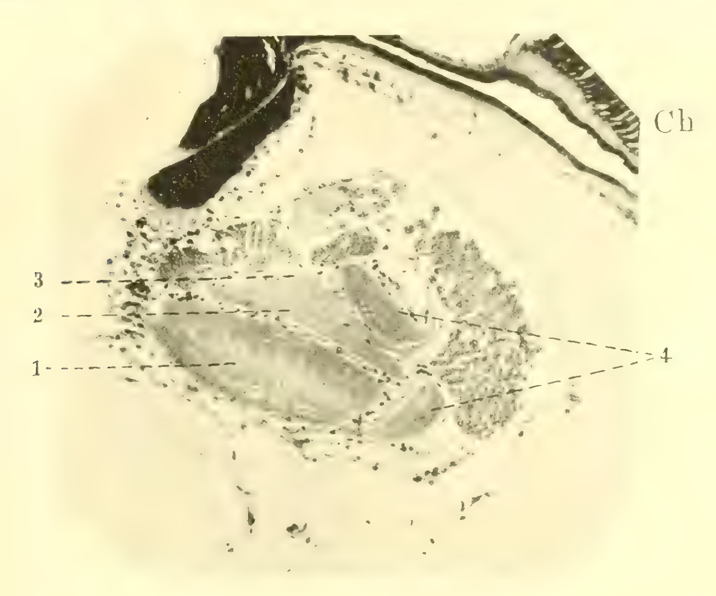


Textfig. 7.

Senkrechter Schnitt durch das II. und III. Ganglion opticum einer *Aeschna*-Larve. Silberimprägnation nach R. CAJAL. Mikrophotographie. *ach*, äußeres Chiasma; *ak*, äußere Körnerschicht des zweiten Ganglions; *ik*, innere Körnerschicht desselben Ganglions; *1, 2, 3*, drei Lagen der Marksubstanz des zweiten Ganglions; *ich*, inneres Chiasma; *Gz*, Gruppe großer Zellen des zweiten Ganglions; *aks*, äußere, *iks*, innere Körnerschicht des III. Ganglions; III_1, III_2, III_3, III_4, vier Teile des dritten Ganglion opticum.

Auf einem senkrechten Schnitte (Textfig. 3, 7) ist auf der Unterseite dieses Ganglions eine relativ große Anhäufung kleiner Nervenzellen (*aks*, Textfig. 7), die in dem von dem zweiten und dritten Ganglion gebildeten Winkel angeordnet ist. Diese Anhäufung ist somit die äußere Körnerschicht des dritten Ganglions.

Eine zweite Gruppe gleicher Zellen ist im oberen Teile dieses Ganglions gelegen und geht allmählich in die äußere Körnerschicht des zweiten Ganglions über (*iks*, Textfig. 7). Die Commissur teilt diese Gruppe in zwei Teile, von denen der eine dem Ganglion selber anliegt, und bei jungen Larven einen embryonalen Charakter aufweist. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es dasjenige Gebilde, welches BERGER als zapfenartiges Gebilde (*x*, Textfig. 3) beschreibt. Jedenfalls muß diese ganze obere Gruppe als die innere Körnerschicht des dritten Ganglions angesehen werden.



Textfig. 8.

Tangentialschnitt in der Höhe des dritten Ganglion opticum einer *Aeschna*-Larve. Eisenhämatoxylin, Bordeaux-R. Mikrophotographie. *1, 2, 3,* die drei Hauptmarkmassen des dritten Ganglions; *4.* flügelförmige Auswüchse der vierten Markmasse. *Ch*, Hautdecke des Kopfes.

Außer diesen kleinen Zellen liegen neben dem dritten Ganglion noch Gruppen runder Zellen, die sich an seinen proximalen Teil anschließen (gz_1, gz_2, Textfig. 3).

Die centrale Marksubstanz dieses Ganglions hat einen sehr komplizierten Bau und zerfällt in vier einzelne Massen. Drei derselben ($III_{1,\,2,\,3}$ Textfig. 7) liegen übereinander, die vierte ist ihnen seitwärts angelagert (III_4) und kann als ein Ergänzungsganglion angesehen werden. Die größte Masse liegt unten (III_1), hat einen geschichteten Bau, der deutlich auf der Textfig. 7 hervortritt, auf der man

in ihr sechs bis sieben Schichten unterscheiden kann. Der folgende weniger große Abschnitt hat desgleichen einen geschichteten, freilich nicht scharf ausgebildeten Bau. Zwischen diesen zwei Teilen verläuft ein Nervenfaserbündel zur vierten Masse. Die dritte Masse ist sehr klein und weist fast keinerlei Schichtung auf. Die vierte seitliche Masse hat eine eigenartige Form, von der auf einem senkrechten Schnitte keine Vorstellung gewonnen werden kann. Sie besteht aus einem Hauptteil und aus zwei Flügeln, die etwas asymmetrisch die äußere (III) Markmasse des dritten Ganglions umfassen. Eine Vorstellung von ihrer allgemeinen Form gibt die Fig. 6 der Taf. II, auf welcher ihre Konturen nach einem Totalpräparat angegeben sind, sowie der auf Fig. 8 dargestellte Tangentialschnitt in der Höhe ihrer Flügel.

In die erste Markmasse des dritten Ganglions treten Fasern aus dem inneren Chiasma ein, während die Commissurenfasern zwischen der zweiten und dritten Markmasse eintreten. Außerdem entspringen von sämtlichen vier Teilen des dritten Ganglion opticum Nervenfaserbündel zum Gehirn (*N*, Textfig. 3).

Hiermit will ich die allgemeine topographische Schilderung beendigen und werde nunmehr auf die Beziehungen der einzelnen Elemente, aus denen die beschriebenen Ganglien bestehen, übergehen.

B. Die Beziehungen der Nervenelemente in den optischen Ganglien.

a. Erstes Ganglion opticum.

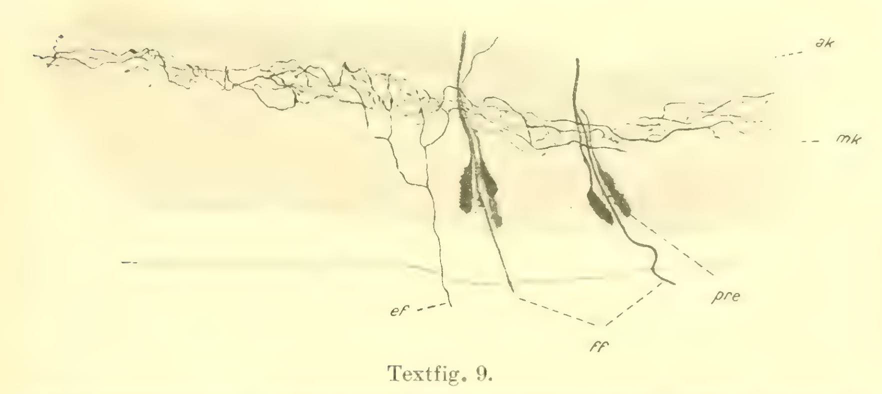
In das erste Ganglion opticum treten die Fasern aus dem Auge in relativ dicken Bündeln ein — die postretinalen Nerven, die sich ziemlich gleichmäßig auf der Oberfläche des Ganglions verteilen, darauf durch die äußere Körnerschicht hindurchtreten und in die Marksubstanz eindringen, wo sie in besonderen Verdickungen endigen.

Diese postretinalen Fasern sind meiner Ansicht nach Fortsätze der Retinazellen. Sie färben sich ausgezeichnet sowohl mit Methylenblau als auch nach dem Verfahren von Golgi. Auf Methylenblaupräparaten können diese Fasern bis zur inneren Schicht des Augenpigmentes verfolgt werden, wo sie durch dieses maskiert werden. Ihre Endanschwellungen sind in der Markschicht des ersten Ganglions ungefähr in einer Höhe angeordnet, und zwar in deren äußeren Lage (*Ps*, Fig. 4).

Auf den nach Golgi behandelten Präparaten, sowie auf Methylenblaupräparaten erscheinen diese Gebilde als mehr oder weniger langgestreckte Plättchen, mit leicht gezähntem Rande, wie es deutlich die Fig. 1 der Taf. II *ck*, besonders jedoch die Fig. 2 derselben Tafel

(*ek*) zeigt. Das GOLGI-Verfahren gibt dieselben Resultate (Textfig. 9 *pre*, Fig. 2, Taf. III *ek*).

Hinsichtlich der Endigungsweise der postretinalen Fasern sind KENYON (1897) bei der Biene, VIGIER (1908) und R. CAJAL (1909) bei der Fliege zu ungefähr denselben Resultaten gelangt wie ich. Von den anderen Forschern hat bereits HICKSON (1885) bei der Fliege in dem ersten Ganglion besondere Neurofibrillenknäuel beschrieben, gleiche Knäuel hat in der letzten Zeit auch RADL (1902) beobachtet, während JONESCU (1909) an den entsprechenden Stellen des ersten Ganglions der Drohnen besondere Spindel gesehen hat, in denen die postretinalen Fasern endigen. Alle diese Knäuel und Spindeln sind meiner Ansicht nach nichts anderes als die Endanschwellungen der postretinalen Fasern.



Textfig. 9.

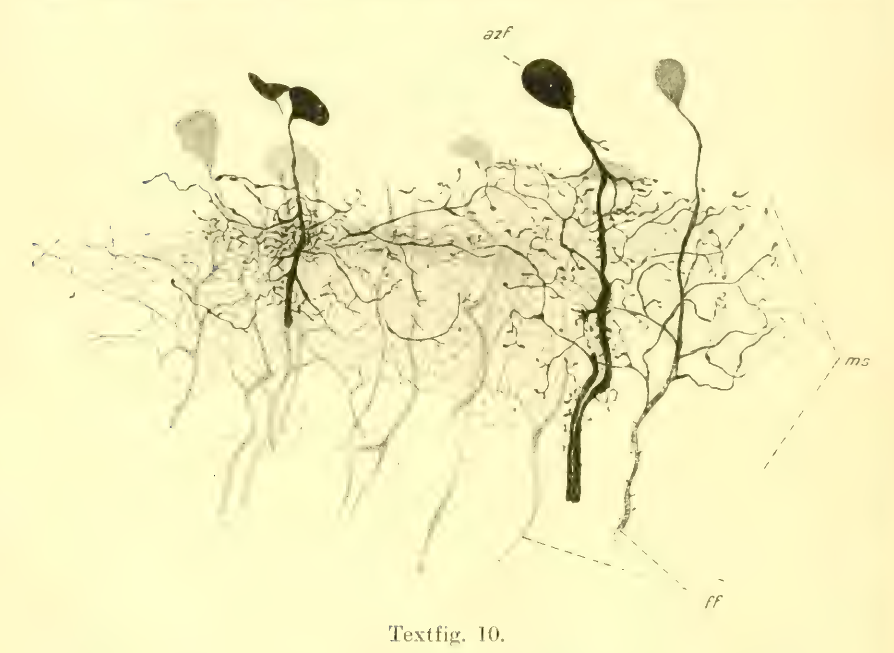
Senkrechter Schnitt durch das erste Ganglion opticum einer *Aeschna*-Larve. Verfahren nach GOLGI Vergr. 330:1. Bei Reproduktion verkleinert. *ak*, äußere Körnerschicht; *mk*, Markschicht; *ef* Verzweigungen einer eintretenden Faser; *ff*, hindurchziehende Fortsätze von Zellen der äußeren Körnerschicht; *pre*, Endanschwellungen der postretinalen Fasern.

Was ihren feineren Bau anbetrifft, so enthalten sie wahrscheinlich ein Neurofibrillennetz, obgleich ich dasselbe nicht deutlich habe sehen können, da mir auf meinen Objekten die speziellen fibrillären Methoden schlecht gelangen. In den Bestand der äußeren Körnerschicht gehen Zellen von zweierlei Typus ein.

Die einen, größeren Zellen geben einem Fortsatz den Ursprung, der durch die Körnerschicht hindurchtritt, in die Markschicht eindringt und in der ganzen Ausdehnung derselben zahlreiche Kollaterale abgibt, die sich mehrfach verästeln und die Hauptmasse der Markschicht bilden (Textfig. 10). Diese Kollateralen sind zahlreicher in den äußeren Abschnitten der letzteren, verschwinden allmählich zur inneren Körnerschicht, während der Zellfortsatz weiter in das innere Chiasma eintritt.

An Präparaten, die nach Golgi und mit Methylenblau gefärbt worden waren, haben diese Zellen ein etwas abweichendes Aussehen. Auf den Silberpräparaten erscheinen ihre Fortsätze beim Eintritt in die Markschicht stark verdickt und gehen nur wenig dünner in das Chiasma über (Textfig. 10, besonders Fig. 3, Taf. III). Gleichzeitig erscheinen auch ihre Seitenäste ebenso massiv und nur relativ wenig varikös.

Auf Methylenblaupräparaten sind sowohl die Fortsätze selber als auch ihre Seitenäste gleich dünn (Fig. 2, Taf. II), wobei sämtliche Kolla-



Textfig. 10.

Horizontaler Schnitt durch das erste Ganglion opticum einer *Aeschna*-Larve. Verfahren von Golgi. Vergr. 850:1. Bei Reproduktion verkleinert. *azf*, Zellen der äußeren Körnerschicht mit hindurchziehenden Fortsätzen (*ff*); *ms*, Markschicht.

teralen mit zahlreichen großen Varikositäten besetzt sind. Diesen Unterschied der Befunde erkläre ich dadurch, daß das Golgi-Verfahren etwas verzerrte Bilder gibt, da das Silber auch von außen auf den Fasern niedergeschlagen wird, infolgedessen diese dicker erscheinen.

Die Fortsätze der hier beschriebenen Zellen verbleiben somit nicht im ersten Ganglion, sondern treten aus demselben heraus, infolgedessen sie als Zellen der äußeren Körnerschicht mit hindurchgehenden Fasern bezeichnet werden können.

Hinsichtlich der Beziehungen der Fortsätze dieser Zellen zu den

Endanschwellungen der postretinalen Fasern, habe ich folgendes feststellen können. Die Enden der Retinafasern sind in der Schicht gelagert, in der die größte Anzahl von Kollateralen beobachtet wird, mit diesen treten sie auch in Verbindung (Fig. 2, Taf. II).

Auf den nach GOLGI behandelten Präparaten werden die Endanschwellungen der Retinafasern dann imprägniert, wenndie durchziehenden Fortsätze der Zellen unvollständig imprägniert sind, d. h. ihre Kollateralen ungefärbt geblieben sind; sind im Gegenteil diese gefärbt, so sind die Enden der Retinafasern nicht imprägniert (Textfig. 9, 10). Auf denjenigen Präparaten, auf denen diese letzteren gut sichtbar sind (sowohl auf den mit Silber imprägnierten als auch mit Methylenblau gefärbten) ist es sichtbar, daß die Endverbreiterungen möglicherweise den vorbeiziehenden Fortsätzen der äußeren Zellen dicht anliegen (Textfig. 9 *pre*, Fig. 2, Taf. II und Fig. 2, Taf. III *ek*), wobei jedem Fortsatze sich mehrere Endausbreitungen anschließen. In Berücksichtigung der Inkonstanz der Methoden, kann ich dennoch mit einiger Sicherheit die Behauptung aufstellen, daß jedem hindurchziehenden Fortsatze sich je vier Retinafasern anschließen, so daß jede Zelle mit ihrem Hauptfortsatze ein einzelnes Ommatidium versorgt.

Beim Vergleich meiner Beobachtungen mit denen KENYONS (1897), VIGIERS (1908), R. CAJAL (1909) muß ich vermerken, daß sie im allgemeinen übereinstimmen, wobei KENYON im ersten Ganglion (leider nur schematisch) ebensolche Zellen abbildet, wie ich sie beobachtet habe. Die großen perioptischen Neurone von VIGIER und R. CAJAL, die meinen äußeren Zellen mit den hindurchziehenden Fortsätzen entsprechen, haben einen etwas anderen Charakter. Die durch die Markschicht verlaufenden Abschnitte ihrer Fortsätze geben nämlich keine langen Collateralen ab, sondern sind mit zahlreichen, sehr kurzen Ästchen mit Endknöpfchen besetzt, an die sich denn auch die Endplättchen der Retinafasern anlegen. — Ein derartiger Unterschied ist natürlich am ehesten durch die verschiedenen Untersuchungsobjekte (Fliege, Larve der Wasserjungfer, Biene) zu erklären, möglich ist jedoch auch eine andere Annahme; da nämlich die Collateralen der hindurchziehenden Fortsätze bei weitem nicht immer gefärbt sind, so ist es möglich, daß R. CAJAL und VIGIER sie garnicht gesehen haben, um so mehr als die auf Textfig. 9 und Fig. 2, Taf. III abgebildeten Bilder an diejenigen erinnern, welche die genannten Forscher in ihren Arbeiten geben. Die Zellen des zweiten Typus liegen in der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglions; vermittelst beider Methoden werden sie sehr selten und unvollständig gsfärbt. — Sie sind etwas kleiner als die ersten Zellen;

ihre Fortsätze habe ich nur bis zur Markschicht verfolgen können. Offenbar endigen sie auch in ihr unter baumförmigen Verzweigungen; eine derartige Annahme ist aus dem Vergleich dieser Zellen mit den kleinen perioptischen Neuronen möglich, die R. Cajal bei der Fliege beobachtet hat, sowie mit einigen der großen Zellen der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglions der Biene, die Jonescu (1909) abbildet.

Diese Zellen schlage ich vor, als Lokalzellen der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglions zu bezeichnen (Taf. I, *lz*).

Als Lokalzellen der inneren Körnerschicht des ersten Ganglions müssen die Zellen benannt werden, welche nach innen von der Markschicht liegen und ihren Fortsatz in diese absenden (Taf. I, *ilz*). Leider färben sich auch diese Zellen ebenso schlecht wie die vorhergehenden. Ihr Fortsatz verzweigt sich augenscheinlich desgleichen in der Markschicht und tritt aus derselben nirgends weiter ein.

Aus dem äußeren Chiasma treten in das erste Ganglion zahlreiche feine variköse Fasern ein, und endigen in ihm mit baumförmigen Verzweigungen (Taf. II, Fig. 1, *chf*; *ev*). Nach dem Charakter ihrer Endverzweigungen können Fasern zweierlei Art unterschieden werden.

Die einen dickeren Fasern (Textfig. 9 *cf*) verzweigen sich nach ihrem Eintritt in die Marksubstanz des Ganglions dichotomisch ein- oder zweimal, worauf ihre Äste in der äußeren Schicht der Marksubstanz ein Geflecht bilden, das sich weit ausbreitet. Die Gesamtmasse derartiger Endverzweigungen bildet somit ein dichtes Geflecht in der äußersten Zone der Marksubstanz, wie es die Textfig. 9 illustriert.

Die anderen dünnen, stärker varikösen Fasern als die ersten, verzweigen sich desgleichen baumförmig in der Markschicht; ihre Endverzweigungen sind jedoch viel dünner, haben ein kompakteres Aussehen, weisen mehr Varikositäten auf und verbreiten sich nicht nur in der oberflächlichsten Schicht der Marksubstanz, sondern dringen auch in die tieferen Schichten derselben ein.

Eine derartige Endverzweigung ist auf Fig. 2, Taf. III abgebildet; aus dem Vergleich dieser mit der Textfig. 9 ist der Unterschied zwischen diesen beiden Typen von Endverzweigungen viel leichter zu erfassen, als aus der Beschreibung. Hierbei muß jedoch im Auge behalten werden, daß Fig. 2 der Tafel bei einer stärkeren Vergrößerung gezeichnet worden ist, als die Textfigur.

Von den anderen Forschern beschreibt derartige baumförmige Verzweigungen im ersten Ganglion nur R. Cajal bei der Fliege unter der Bezeichnung: Verzweigungen centrifugaler Fasern, wobei dieser

Forscher an ihnen keine zwei Typen unterscheidet, desgleichen ist ihm ihre Herkunft unbekannt geblieben.

Auf der inneren Oberfläche der Markschicht breitet sich noch ein weitmaschiges Geflecht aus (Fig. 1, Taf. III *P*), das aus verzweigten varikösen Fasern besteht. Vermittelst Ästchen (*c*), die von ihm in die Tiefe der Markschicht ziehen, ist dieses Geflecht mit dem dichten Geflecht in dem äußeren Teile der Markschicht (*p*), das von sämtlichen aufgezählten Elementen gebildet wird, verbunden.

Auf Methylenblaupräparaten gelingt es auch die Fasern, aus denen das untere Geflecht entsteht, zu verfolgen. Längs der oberen Fläche des Sehlappens unmittelbar unter ihrer bindegewebigen Hülle erstrecken sich einige mehr oder weniger dicke aus dem oberen Schlundganglion austretende Fasern. Sie treten an das erste Ganglion opticum heran, verzweigen sich dichotomisch, wobei ihre Äste das untere Geflecht bilden (Taf. I, *np*). An der Vereinigungsstelle der Sehlappen mit dem oberen Schlundganglion liegen in unmittelbarer Nähe der erwähnten Fasern einige große unipolare Zellen (Taf. I, *cz*). Obgleich ich niemals einen Zusammenhang dieser Zellen mit den Fasern, die das untere Geflecht des ersten Ganglions bilden, gesehen habe, da deren Fortsätze sich schlecht färben, so nehme ich dennoch in Analogie mit den entsprechenden Elementen der anderen Ganglien an, daß der Fortsatz einer derartigen großen Zelle in einiger Entfernung von derselben sich T-förmig teilt, wobei ein Teilast in das erste Ganglion opticum, der andere ins obere Schlundganglion verläuft (*conf.* Schema Taf. I). Diese großen Zellen müssen somit desgleichen den Elementen des ersten Ganglion opticum zugerechnet werden.

Zum Schluß muß ich noch hervorheben, daß bei der Behandlung nach Golgi der periphere Teil dieses Ganglions sowie der zum äußeren Chiasma gekehrte Teil häufig durch Silberniederschläge verunreinigt ist, während bei der Färbung mit Methylenblau nicht alle Elemente deutlich genug hervortreten, infolgedessen können auch meine Beobachtungen an diesem Ganglion nicht durchaus vollständig sein.

b. Das äußere Chiasma.

Zu dem in der topographischen Übersicht über das Chiasma mitgeteilten, kann ich nur noch hinzufügen, daß sich in ihm Fasern zweierlei Art kreuzen, erstens die auf Golgi-Präparaten äußerst dick, vollkommen frei von Varikositäten erscheinenden hindurchziehenden Fortsätze der Zellen der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglions und

zweitens feinere aus dem zweiten in das erste Ganglion verlaufende, variköse Fasern.

Aus Methylenblaupräparaten erscheinen auch die ersten Fasern dünn und variköս, so daß anzunehmen ist, daß sich infolge besonderer Struktureigentümlichkeiten auf ihrer Oberfläche besonders stark das Silber niederschlägt.

Irgendwelche Nervenzellen sind im äußeren Chiasma nicht vorhanden.

c. Das zweite Ganglion opticum.

Aus dem äußeren Chiasma traten in das zweite Ganglion opticum die durchziehenden Fortsätze der äußeren Zellen des ersten Ganglions ein. Hier verlaufen sie in schräger Richtung durch die äußere Körnerschicht (Textfig. 3, 4, 6), wenden sich darauf senkrecht zur Oberfläche der Markschicht und treten in dieselbe ein (Taf. III, Fig. 9 fz_1). Hier endigen sie alle in der äußeren Hauptschicht der Marksubstanz, wobei sie mit ihren Endverzweigungen palissadenförmige Zwischenschicht derselben bilden (Textfig. 6 *b*). Diese Endverzweigungen erscheinen auf GOLGI-Präparaten als einfache keulenförmige Anschwellungen mit leicht gezähntem Rande, wie es die Fig. 9, Taf. III *e* zeigt.

Auf Methylenblaupräparaten offenbaren sich andere Beziehungen. Auf diesen Präparaten (Fig. 3, Taf. II) kann man erkennen, daß die eintretende Faser an ihrem Ende gleichsam in ein Büschel feinster, dicht mit Varikositäten besetzter Fibrillen zerfällt. Diese Fibrillen sind dermaßen fein und bilden ein dermaßen dichtes Netz, daß es sogar bei der Betrachtung mit Immersionssystemen kaum wahrnehmbar ist und der ganze Endapparat beim ersten flüchtigen Betrachten körnig erscheint (Textfig. 3, I, II *eb*). Das gleiche Verhalten beobachteten auch KENYON (1897); R. CAJAL (1909) und zum Teil auch JONESCU (1909). R. CAJAL nimmt jedoch an, daß außer diesen Fasern in das zweite Ganglion opticum noch andere, von ihm als lange, optische bezeichnete Fasern eintreten. Diese letzteren sind, wenn ich R. CAJAL richtig verstehe, eine Fortsetzung der Rhabdome, die durch das erste Ganglion durchtreten, im äußeren Chiasma sich kreuzen und in verschiedenen Schichten der Marksubstanz des zweiten Ganglions endigen. Derartige Fasern habe ich auf meinen Präparaten nicht gesehen; mir scheint es, daß R. CAJAL hier in einen Irrtum verfallen ist, indem er für derartige Fasern einerseits nicht genügend imprägnierte Fortsätze der äußeren Zellen des ersten Ganglions, anderseits Fortsätze der äußeren Zellen des zweiten Ganglions gehalten hat. Davon überzeugen mich folgende Überlegun-

gen. Zunächst erscheint die Herkunft dieser Fasern von den Rhabdomen sehr auffallend, die ja nur Teile der Retinazellen sind, außerdem bei Fliegen deutlich aus sieben Rhabdomen zusammengesetzt sind. Die von R. CAJAL gegebenen Bilder ähneln ungemein solchen, die auch ich erhalten habe, hinsichtlich derer ich jedoch zweifellos feststellen konnte, daß sie bloß das Resultat einer unvollkommenen Imprägnation sind.

In der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglion opticum lassen sich Zellen mehrerer Arten unterscheiden. Sämtliche Zellen dieser Schicht sind unipolar und sind ungefähr gleich groß. Jede Zelle liegt in einem besonderen Futteral oder einer Alveole, die aus Bindegewebe besteht. Dieses alveoläre Gewebe wird bei Anwendung des GOLGI-Verfahrens mit Silber imprägniert und tritt auf sämtlichen Präparaten ungemein deutlich hervor (Fig. 4, Taf. III *sg*).

Nach dem weiteren Schicksal des Fortsatzes können in der äußeren Körnerschicht dreierlei Arten unterschieden werden: Zellen mit rückläufigen Fortsätzen, Lokalzellen und Zellen mit hindurchziehenden Fortsätzen.

a) Zellen mit rückläufigem Fortsatze (Fig. 4, Taf. III). Diese Zellen liegen in den peripheren Teilen der äußeren Körnerschicht; der von ihnen entspringende äußerst feine Fortsatz durchläuft zunächst die Körnerschicht und zieht zur Markschicht, nachdem er diese erreicht hat biegt er in einem Winkel um und verläuft durch das Chiasma zum ersten Ganglion opticum (Fig. 4, Taf. III *rz*, *rzf*). Auf meinen Präparaten habe ich diesen Fortsatz bis zur inneren Oberfläche der Markschicht des ersten Ganglions verfolgen können. An dieser Stelle entstehen fast in allen Präparaten reichliche Silberniederschläge, die die Untersuchung erschweren. Von der Stelle des Niederschlages, zu der aus dem Chiasma der beschriebene Fortsatz herantritt, zieht jedoch zur Markzubstanz des ersten Ganglions eine Faser, die in dieser eine baumförmige Verzweigung von dem auf Fig. 2, Taf. III abgebildeten Typus liefert. Auf Grund dieser Befunde ist, glaube ich, die Annahme zulässig, daß in diesen Verzweigungen im ersten Ganglion der rückläufige Fortsatz der Zelle der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions endigt.

An der Stelle, wo die Zellen mit rückläufigen Fortsätzen liegen, beschreibt RADL (1902, 1912) Zellen mit T-förmigem Fortsatze, dessen einer Teilast ins erste Ganglion, der zweite in die Markschicht des zweiten verläuft. Gleiche Zellen hat auch JONESCU (1909) beschrieben, außer diesen hat er jedoch auch in der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions in unmittelbarer Nähe des Chiasmas Zellen gesehen, deren

Fortsatz direkt in das letztere ohne weitere Teilung verlief. Leider berichtet keiner der beiden Forscher über das weitere Verhalten der Fortsätze dieser Zellen, außerdem hat RADL auch keine speziellen Methoden angewandt.

An meinem großen Materiale habe ich bei keiner Zelle der äußeren Körnerschicht jemals einen T-förmigen Fortsatz gesehen. — Ebenso haben auch KENYON (1897) und R. CAJAL, denen die besten Arbeiten über die optischen Ganglien der Insekten angehören, derartige Zellen nicht gesehen. Ich bin daher der Meinung, daß diese Zellen mit T-förmigem Fortsatze zum Teil meinen rückläufigen Fortsätzen entsprechen, wobei die T-förmige Teilung das Resultat einer dichten Anlagerung von Fasern an die rückläufigen Fortsätze ist, welche mit ihnen gar nicht im Zusammenhange stehen; derartige Bilder habe ich selber häufig beobachtet.

b) Andere, in den Bestand der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions eingehende Zellen müssen aus dem Grunde, wie auch die entsprechenden Zellen des ersten Ganglions als Lokalzellen bezeichnet werden, da ihr Fortsatz nur in der Marksubstanz des zweiten Ganglions sich verzweigt und aus derselben nicht heraustritt.

Bevor ich auf die Beschreibung der einzelnen Typen der Lokalzellen übergehe, halte ich es für notwendig, überhaupt einige Bemerkungen über die Einteilung derselben in Typen zu machen. Im Zusammenhang mit der Inkonstanz des GOLGI-Verfahrens können zunächst als Lokalzellen solche eines vollkommen anderen Typus beschrieben werden, deren Fortsatz nicht bis an sein Ende imprägniert ist. Aus demselben Grunde können auch unter den Lokalzellen mehr Typen aufgezählt werden, als tatsächlich vorhanden sind. Ich berücksichtige daher bei der weiteren Beschreibung noch eine Reihe anderer Merkmale, hauptsächlich den Charakter der Verzweigungen, und vermerke in jedem möglichen Falle die Möglichkeit eines Irrtums.

Die Fortsätze dieser Zellen können sich in allen drei (I, II, II, Textfig. 6) Hauptschichten der Marksubstanz verzweigen. Ich beginne daher auch ihre Beschreibung von der ersten Schicht. In dieser sind zunächst Endverzweigungen von Lokalzellen in der Art der auf Fig. 6, Taf. IV *lz* abgebildeten vorhanden. Der von der Zelle abgehende, eine derartige Verzweigung bildende Fortsatz durchzieht die Körnerschicht und gibt sofort nach seinem Eintritt in die Markschicht Seitenäste ab, die eine recht ausgebreitete Verzweigung bilden, nach einem kurzen weiteren Verlauf verzweigt sich der ganze Fortsatz baumförmig und endigt in dieser Verzweigung. Eine derartige Verzweigungs-

art kann als mehrschichtige bezeichnet werden, da die vom Fortsatze gebildeten Endverzweigungen in mehreren Reihen (im vorliegenden Falle in zwei) angeordnet sind.

Andre Lokalzellen besitzen Fortsätze mit vollkommen verschiedenem Verzweigungscharakter, die jedoch auch in der ersten Schicht endigen (Taf. III, Fig. 5, Taf. IV, Fig. 6 *Lz*). Nach dem Eintritt in die Marksubstanz gibt ein derartiger Fortsatz bisweilen einfach kleine Seitenästchen ab, die unregelmäßig auf dessen ganzen Verlauf angeordnet sind, kann jedoch auch unter baumförmiger Verzweigung recht dicke Äste abgeben, die ihrerseits kurze Seitenäste entsenden (Fig. 5, Taf. III). Charakteristisch für diese Zellen ist jedoch die Endverzweigung ihres Hauptfortsatzes. Diese Verzweigung ist angepaßt an die Enden der aus dem äußeren Chiasma eintretenden und in der ersten Schicht der Marksubstanz die palissadenförmige Zwischenschicht bildenden Fasern (Textfig. 6 *b*, Fig. 5, Taf. III *ps*). Die Endverzweigung der Fortsätze der beschriebenen Zellen umflicht die Enden der eintretenden Fasern. Da die Endästchen zwischen diesen Fasern angeordnet sind, so bilden sie, wie es die Fig. 5, Taf. III und Fig. 6, Taf. IV *Lz* zeigen, zahlreiche rechtwinklige Knickungen.

Weiter sind zu vermerken Lokalzellen, deren Fortsatz nach dem Eintritt in die Marksubstanz, ihre erste Schicht in senkrechter Richtung durchzieht (Fig. 4, Taf. IV *llz*), darauf unter einem rechten Winkel abbiegt, eine beträchtliche Streke in der zweiten Schicht durchläuft und hier erst eine diffuse Endverzweigung bildet (*ev*). Weiter verläuft dieser Fortsatz unter einem rechten Winkel, durchzieht die zweite Schicht und zerfällt in der dritten Schicht in eine Endverzweigung, die den gleichen diffusen Charakter aufweist, wie die entsprechende Verzweigung in der zweiten Schicht.

In der äußeren Körnerschicht liegen schließlich auch derartige Lokalzellen, die ihre Endverzweigungen nur in der dritten Schicht der Marksubstanz bilden (Taf. III, Fig. 10 *Lz*). Der Fortsatz dieser Zellen verläuft ohne jegliche Verzweigung durch die zwei äußeren Schichten und gibt erst nach seinem Eintritt in die dritte Schicht zahlreiche, stark verzweigte Seitenäste ab, teilt sich schließlich selber gabelförmig und endigt, indem er baumförmig in feinste, variköse Fädchen zerfällt. Alle diese Verzweigungen bilden in ihrer Gesamtheit eine baumförmige Endigung, welche fast die ganze Höhe der dritten Schicht einnimmt.

Zum Schluß vermerke ich noch einen Typus von Lokalzellen, deren tatsächliches Vorhandensein ich jedoch infolge ungenügender objektiver Befunde nicht verteidigen kann.

Auf Präparaten, die nach dem GOLGI-Verfahren behandelt worden waren, kann man häufig Zellen sehen, deren Fortsatz in die Marksubstanz eindringt und in dieser in verschiedenen Schichten derselben in recht charakteristischen Verzweigungen endigt, wie solche besonders die Fig. 10, Taf. III *lz* zeigt.

Auf mich macht es den Eindruck, daß hier Endverzweigungen der Fortsätze von Lokalzellen vorliegen, es ist jedoch möglich, daß infolge ungenügender Imprägnation ein derartiges Aussehen die durchziehenden Fortsätze der äußeren Zellen, deren Beschreibung hier folgen soll, annehmen.

Von anderen Forschern sind in der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions nur von R. CAJAL (1909) bei der Fliege Lokalzellen beschrieben worden. R. CAJAL unterscheidet an ihnen nicht die von mir beschriebenen Typen, außerdem hat er jedoch auch bei der Fliege keine Zellen mit hindurchziehenden Fortsätzen gesehen.

c) Zellen mit fortschreitenden hindurchziehenden Fortsätzen. Ihrer Form nach unterscheiden sich diese Zellen nicht von andern in der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions gelegenen Zellen. Ihre Fortsätze ziehen durch die Körnerschicht, treten in die Marksubstanz ein und geben auf deren ganzen Ausdehnung zahlreiche, kleine, äußerst feine Ästchen ab. Nach ihrem Verlauf durch die Marksubstanz und die innere Körnerschicht treten sie in das innere Chiasma ein. Eine Gruppe derartiger Zellen ist auf Fig. 8, Taf. III abgebildet, ihre Fortsätze sind außerdem auch auf Fig. 9 *f*, *ff* und Fig. 10 *fz* derselben Tafel sichtbar. Mit den Seitenästen ihrer Fortsätze bilden offenbar diese Zellen die Hauptmasse der Marksubstanz. Wenigstens erscheint auf den Präparaten, auf welchen besonders viele derartige hindurchziehende fortschreitende Fortsätze imprägniert sind, die ganze Marksubstanz vollkommen schwarz (Textfig. 16). Nur auf Präparaten, auf denen bloß einzelne Zellen imprägniert sind, können die Beziehungen ihrer Seitenäste erkannt werden. Doch sind in diesen Fällen diese unvollkommen imprägniert. Auf den Fig. 8, 9, 10, Taf. III ist sichtbar, daß von den fortschreitenden durchziehenden Fasern Kollateralen nur in geringer Zahl abgehen. Tatsächlich bedecken sie dicht die ganze Faser, nur an den Grenzen zwischen den Hauptschichten der Marksubstanz werden diese Kollateralen unterbrochen.

Ähnliche Zellen mit durchziehenden Fortsätzen hat auch KENYON (1897) in der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglion opticum bei der Biene beschrieben, leider liegt seiner Arbeit nur ein Schema bei, so daß ein Vergleich nur mit einem gewissen Vorbehalt möglich

ist. Von den übrigen Forschern hat niemand derartige Zellen beschrieben.

Innere Körnerschicht. In der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions ist die Zahl der Zellen bedeutend geringer als in der äußeren Körnerschicht; dieselben sind hier in viel weiteren Abständen von einander angeordnet (Textfig. 3).

In dieser Schicht habe ich nur Zellen mit durchziehenden Fortsätzen, Zellen mit rückläufigen und T-förmigen Fortsätzen gesehen. Lokalzellen habe ich keinmal gesehen.

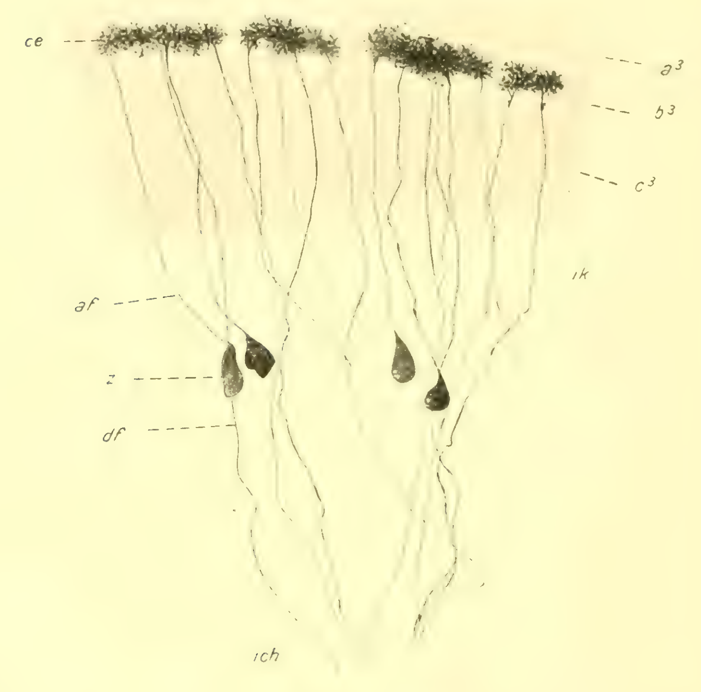
a) Zellen mit durchziehenden Fortsätzen. Diese Zellen liegen stets der Markschicht dicht angelagert (Taf. III, Fig. 9 *kz*). Der Zellkörper ist recht groß und stets birnförmig. Der von ihm abgehende Fortsatz tritt in die Marksubstanz ein und durchzieht deren sämtliche Schichten. Auf seinem ganzen Verlauf entspringen von ihm etagenweise in bestimmter Höhe Seitenäste, von größerer Ausbreitung als an den durchziehenden Zellen der äußeren Körnerschicht. Diese Beziehungen sind teilweise auf Fig. 9, Taf. III sichtbar, doch sind hier die Seitenverzweigungen noch nicht genügend imprägniert. Viel besser sind sie auf Methylenblaupräparaten sichtbar. Aus einem Vergleich der Fig. 8 und 9, Taf. III kann jedenfalls eine Vorstellung gewonnen werden von dem Unterschiede der durchziehenden Fortsätze der Zellen der äußeren (Fig. 8) und der inneren (Fig. 9) Körnerschicht. Nach ihrem Durchtritt durch die Marksubstanz treten die Fortsätze der beschriebenen Zellen in das äußere Chiasma ein, wo sie sich kreuzen. Weiterhin dringen sie in die Marksubstanz des ersten Ganglions ein und endigen hier in Verzweigungen von dem auf Textfig. 9 abgebildeten Typus.

Den Gesamtverlauf dieser Fortsätze habe ich sowohl an Präparaten, die nach Golgi und an solchen, die mit Methylenblau gefärbt worden waren, verfolgen können.

b) Zellen mit rückläufigen Fortsätzen sind in dem proximalen Teile der inneren Körnerschicht gelagert. Der Zellkörper ist desgleichen birnförmig, jedoch etwas kleiner als derjenige der Zellen des ersten Typus (Textfig. 11 *z*).

Die Fortsätze dieser Zellen verlaufen durch die innere Körnerschicht und dringen in die dritte Hauptschicht der Marksubstanz ein. Hier dringen sie bis zur mittleren Zwischenschicht der letzteren vor (Textfig. 6 b^3), biegen in dieser in einem Winkel von 90° um, verlaufen in der neuen Richtung eine geringe Strecke und wenden sich wieder nach unten (Fig. 6, Taf. III). Von der hierdurch gebildeten Schlinge entspringt eine ungemein große Zahl von Seitenästen, die

um den horizontalen Abschnitt des Fortsatzes gleichsam einen Muff bilden (Textfig. 11 *ce*, Fig. 6, Taf. III). Diese Seitenäste bilden nun die mittlere Zwischenschicht der dritten Schicht (b^3), die auch auf den nach den gewöhnlichen Verfahren bearbeiteten Präparaten ausgezeichnet sichtbar ist (Textfig. 6). Auf den nach Golgi imprägnierten Präparaten sind diese Schlingen mit ihren Seitenästen häufig



Textfig. 11.

Aus einem senkrechten Schnitte durch das zweite Ganglion opticum. a^3, b^3, c^3, Teile der dritten Schicht seiner Marksubstanz; *ik*, innere Körnerschicht; *ich*, inneres Chiasma; *z*, Zellen der inneren Schicht mit rückläufigem Fortsatze; *af*, dessen aufsteigender Teil; *ce*, dessen Schlinge mit baumförmigen Verzweigungen; *df*, dessen absteigender Teil. Verfahren von Golgi. Vergr. 425:1. Bei Reproduktion verkleinert.

dermaßen geschwärzt, daß es vollkommen unmöglich ist, ihre Struktur zu entwirren. Nur in Ausnahmefällen tritt diese vollkommen klar hervor.

Der absteigende Teil des Fortsatzes der hier beschriebenen Zellen (*df*, Textfig. 11) verläuft rückläufig durch den inneren Teil der dritten Markschicht, durch die innere Körnerschicht und tritt in das innere Chiasma ein (*ich*, Textfig. II).

c) Zellen mit T-förmigem Fortsatze. Die Zellen dieses Typus

sind noch weiter entfernt von der Marksubstanz des zweiten Ganglions und liegen in dem vom zweiten und dritten Ganglion gebildeten Winkel (*Rz'*, Taf. I).

Der Körper dieser Zellen ist kornförmig, vollkommen abgerundet; der von ihm abgehende Fortsatz verläuft etwas nach oben und nach außen (auf einem senkrechten Schnitt, hinsichtlich der Orientierung s. oben), und tritt an die Marksubstanz des zweiten Ganglions heran (Fig. 2, Taf. IV). Hier, gewöhnlich an der äußersten Grenze der Marksubstanz und der inneren Körnerschicht, teilt er sich T- oder Y-förmig wobei beide Teiläste gleichsam eine gemeinsame Faser bilden. Ein Teilast (*f*, Fig. 2, Taf. IV) verläuft zum inneren Chiasma, der andere dringt in die dritte Schicht der Marksubstanz ein, und endigt nach dem Durchtritt durch ihre mittlere Zwischenschicht (*b*) unter gabelförmiger Teilung. Auf seinem ganzen Verlauf entspringen von ihm Seitenäste, die sich ihrerseits verzweigen und in feinste variköse Fädchen zerfallen. Auf diese Weise entsteht aus sämtlichen Verästelungen eine baumförmige Verzweigung, die die ganze dritte Schicht der Marksubstanz durchzieht.

Außer den beschriebenen, von der inneren Körnerschicht aus eintretenden Fasern, die Fortsätze der Zellen jener Schicht sind, treten aus dem inneren Chiasma in die Marksubstanz noch andere Fasern ein, deren Herkunft für mich unklar geblieben ist.

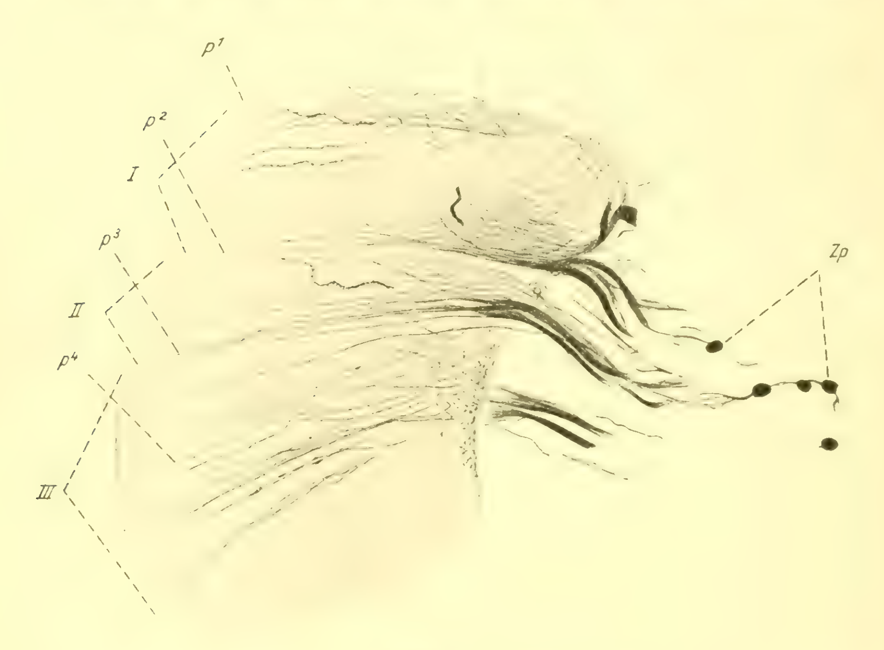
Unter diesen Fasern können zwei Typen unterschieden werden.

Die Fasern des einen Typus treten in die Marksubstanz ein, verlaufen durch die innere (dritte) Schicht und endigen in der zweiten Schicht in baumförmigen Verzweigungen (Fig. 10, Taf. III e^2). Die Fasern der zweiten Art endigen in der dritten Schicht in ungemein ausgebreiteten diffusen Verzweigungen, die dabei jedoch arm an varikösen Ästchen sind (Fig. 1, Taf. IV). Beim Vergleich der Fig. 1, Taf. IV und der Fig. 10, Taf. III muß jedoch im Auge behalten werden, daß die erste bei einer geringeren Vergrößerung und von einer relativ kleinen Endverzweigung gezeichnet worden ist.

Hinsichtlich der Herkunft der Fasern, welche die hier beschriebenen Endverzweigungen geben, können zwei Annahmen gemacht werden: Einerseits können sie centraler Herkunft sein, wie es R. Cajal vorschlägt, der ähnliche Gebilde bei der Fliege beschrieben hat. Wie weiter ersichtlich sein wird, ist jedoch ihre centrale Herkunft in meinem Fall, d. h. bei der *Aeschna*-Larve, äußerst problematisch, da sie aus Nervenbündeln stammen, die durchaus nicht mit dem Centrum verbunden sind (*conf*, Taf. I). Meiner Ansicht nach ist die Annahme richtiger, daß diese Fasern Fortsätze der Zellen mit T-förmiger Verzweigung sind,

wobei ich jedoch diese letztere nicht beobachtet habe. Eine derartige Annahme ist um so wahrscheinlicher, als die T-förmigen Teilungen schwer eruierbar sind, außerdem jedoch durch eine Reihe anderer in dem inneren Chiasma verlaufenden Fasern, ferner auch durch die in ihm häufig vorhandenen Niederschläge maskiert werden.

Keiner von den, mit speziellen Mitteln arbeitenden Forschern



Textfig. 12.

Ein etwas schräger Durchschnitt durch den inneren Winkel des zweiten Ganglions. Verfahren nach GOLGI. Vergr. 235:1. Bei Reproduktion verkleinert. *I, II, III*, die drei Hauptschichten der Marksubstanz; p^1, p^2, p^3, p^4, gradlinige Geflechte in ihnen; *Zp*, Zellen, deren Fortsätze diese Geflechte bilden.

(KENYON, R. CAJAL, JONESCU) hat in der inneren Körnerschicht irgendwelche Elemente beobachtet; von den centrifugalen Fasern R. CAJALS, war soeben die Rede.

Horizontale Geflechte und die sie bildenden Zellen. In verschiedener Höhe der Marksubstanz des zweiten Ganglions sind zahlreiche Geflechte angeordnet. — Die Ursprungsstätte sämtlicher Geflechte bildet der innere Winkel des zweiten Ganglions, wo sowohl große Nervenzellen als auch eine große Gruppe kleiner Zellen gelegen ist, welch letztere ohne wahrnehmbare Grenzen in die innere Körnerschicht übergeht (*Gz*, Textfig. 3, Textfig. 7, Taf. I, *Lzp*, *ezt*, *Cz*). Die

großen sowie die kleinen Zellen bilden mit ihren Fortsätzen die erwähnten Geflechte. Da auf den GOLGI-Präparaten diese Geflechte zu intensiv tingiert sind und auf den Methylenblaupräparaten einige Geflechte überhaupt nicht gefärbt sind, so war es mir nicht möglich, mich in ihrer Struktur vollkommen zu orientieren, infolgedessen mir manches unaufgeklärt geblieben ist. Ich werde daher zunächst die Zellen und die von ihnen unmittelbar abgehenden Fortsätze und darauf die Geflechte selber beschreiben.

In den Bestand des Eckganglions gehen vor allem ein:

a) Kleine Zellen. Diese Zellen unterscheiden sich der Form ihres Körpers nach nicht von den Zellen der äußeren Körnerschicht. Ihren Fortsätzen nach zerfallen diese Zellen in zwei Typen. Der Fort-



Textfig. 13.

Senkrechter Schnitt durch das zweite Ganglion einer *Aeschna*-Larve. Verfahren von GOLGI. Vergr. 390:1. Die Figur ist verkleinert. *I, II, III*, drei Hauptschichten der Marksubstanz; p^1, äußeres Geflecht (vollkommen geschwärzt); *pf*, pf_1, dicke Fasern aus andern Geflechten; *Kf*, schräge Fasern. Auf der Figur sind die andern auf dem Präparate sichtbaren Elemente nicht dargestellt.

satz der einen tritt (Fig. 7, Taf. IV *z*) an den inneren Rand der Marksubstanz heran und dringt in diese ein, entweder von deren äußeren oder inneren Oberfläche oder von den Grenzlinien zwischen den Hauptschichten der Marksubstanz (Fig. 7, Taf. IV und Textfig. 12).

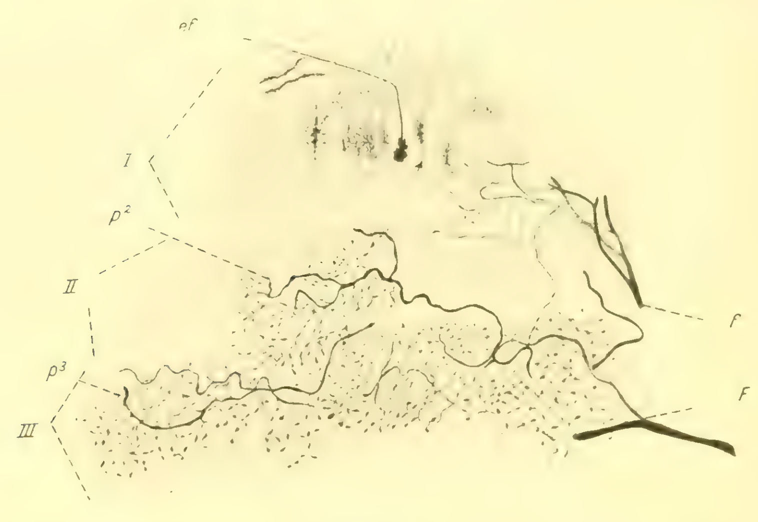
Weiter können diese Fortsätze nicht verfolgt werden, es ist jedoch deutlich sichtbar, daß sie das weiter unten beschriebene geradlinige Geflecht bilden (Textfig. 12 p^1, p^2, p^3, p^4).

Der Fortsatz anderer kleiner Zellen teilt sich an der Marksubstanz oder sogar häufiger in einiger Entfernung von derselben T-förmig (Fig. 7, Taf. IV *zt*, *t* und Fig. 5), wobei der eine Teilast in die Markmasse

eindringt und daselbst in ein geradliniges Geflecht übergeht, wie der Fortsatz des vorher beschriebenen Zelltypus, der andere Teilast dringt in die Commissur ein und verläuft in ihr zum dritten Ganglion (conf. Taf. I, *czt*). Bei einer stärkeren Vergrößerung ist eine derartige T-förmige Teilung aus der Fig. 7 auf Fig. 5, Taf. IV abgebildet.

Mit Methylenblau werden weder die Zellen noch die Fortsätze gefärbt; von den anderen Forschern sind sie nicht gesehen worden.

b) Die großen Zellen liegen näher zum oberen Schlundganglion



Textfig. 14.

Ein etwas schräger, senkrechter Durchschnitt durch den Winkel des zweiten Ganglions einer *Aeschna*-Larve. GOLGI-Verfahren. Vergr. 240:1. Bei Reproduktion Verkeinert. *I, II, III*, drei Hauptschichten der Markmasse; *ef*, aus dem äußeren Chiasma eintretende Faser; *f.F*, eintretende dicke, horizontale Fasern. P^2, P^3, die von diesen gebildeten Geflechte.

(Textfig. 3, 7, 9 *z*) als eine wenig zahlreiche Gruppe, die allseitig von kleinen Zellen umgeben ist. Ihr recht feiner Fortsatz teilt sich T-förmig; die Teiläste sind bereits viel dicker und bilden gleichsam eine Faser, an die seitwärts die Zelle angegliedert ist. Ein Teilast tritt an die Marksubstanz heran und teilt sich häufig, bevor er dieselbe erreicht, in zwei Äste (Textfig. 14 *F*). Jedenfalls verästelt er sich nach seinem Eintritt in die Marksubstanz reichlich, von diesen Ästen entspringende variköse Fäden bilden verzweigte Geflechte, die sich beinahe in der ganzen Ausdehnung einer ganzen Schicht der Marksubstanz erstrecken (Textfig. 14 P^2, P^3).

Der andre Teilast der T-förmigen Verzweigung verläuft in die Commissur, wobei er auf seinem ganzen Verlauf beträchtlich dick erscheint (Taf. I, Cz). Die beschriebenen Beziehungen illustrieren die Fig. 4, 5 der Taf. II, Fig. 7, Taf. IV und Textfig. 14).

Aus diesem Grunde ist es unmöglich zu behaupten, daß sämtliche dicke Geflechte notwendigerweise von Fortsätzen großer Zellen gebildet werden, da zugegeben werden muß, daß ein Teil dieser dicken Fasern auch aus dem oberen Schlundganglion stammt.[1]

Vollkommen gleiche jedoch näher zum oberen Schlundganglion gelegene Zellen hat auch Kenyon (1897) bei der Biene beschrieben, er gibt jedoch, wie ich bereits erwähnt, in seiner Arbeit nur ein Schema, auf welchem weder der Charakter der Fortsätze noch ihre Verzweigungen sichtbar sind.

Auch R. Cajal hat bei der Fliege an der entsprechenden Stelle große Zellen gesehen; dem Charakter ihrer Fortsätze nach unterscheiden sie sich jedoch von denen von Kenyon und mir beschriebenen.

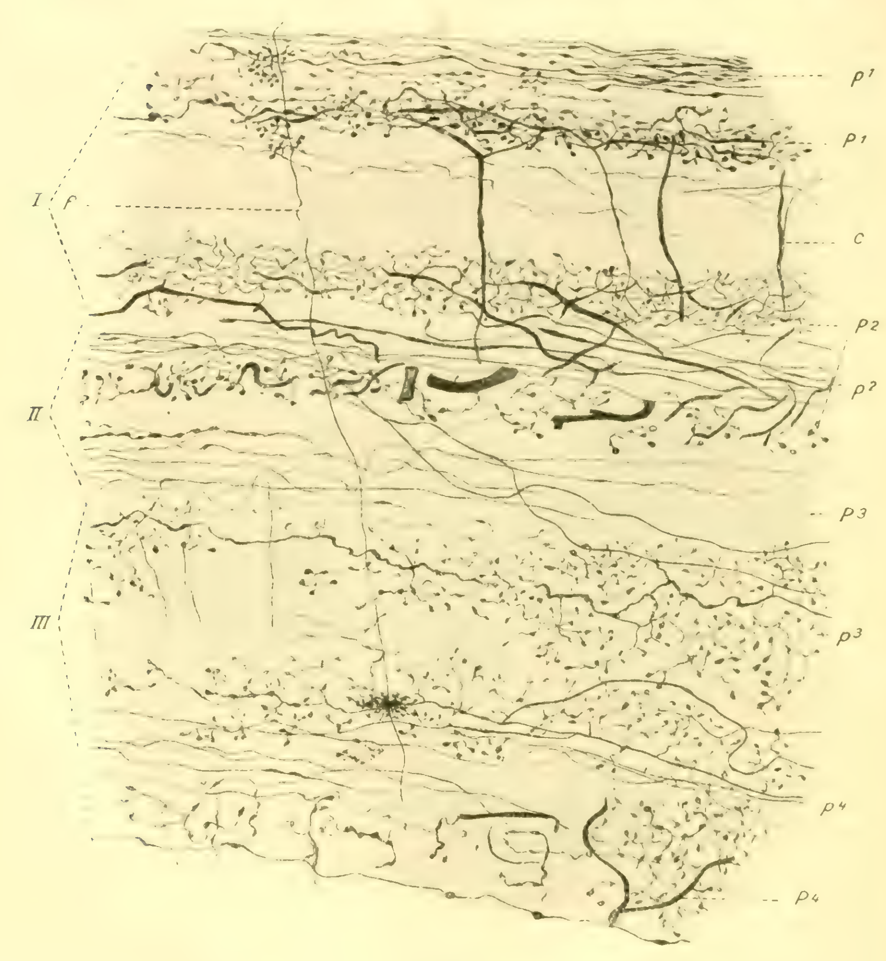
Nach R. Cajal teilen sich ihre Fortsätze nicht T-förmig, sondern dringen direkt in die Marksubstanz ein, wo sie in Geflechte zerfallen.

Indem ich nunmehr auf die Beschreibung der Geflechte übergehe, muß ich zunächst bemerken, daß sie an ganz bestimmten Stellen der Marksubstanz angeordnet sind und Zwischenschichten bilden, die bereits auf den vermittelst gewöhnlicher Methoden dargestellten Präparaten gut wahrnehmbar sind. Auf der Textfig. 6 sind mit den Buchstaben p^1, p^2, p^3, p^4 die Schichten bezeichnet, in denen sich die Hauptmasse der Geflechte vorfindet. Es sind das somit vor allem die äußere und innere Oberfläche der Markschicht und ferner die Grenze zwischen der ersten, zweiten und dritten Hauptschicht dieser.

Jedes Geflecht breitet sich in der ganzen Ausdehnung ihrer Schicht aus und besteht aus Fasern zweierlei Art. Die einen erscheinen auf den Golgi-Präparaten als feine, wenig variköse mehr oder weniger geradlinige Fasern, die andern sind dick, verzweigen sich reichlich bis zu feinsten varikösen Fädchen und nehmen mit ihren Verzweigungen eine große Fläche ein. Die ersten nehmen ihren Ursprung von den kleinen Zellen des Eckganglions, die zweiten von den großen.

Am kompliziertesten ist daß äußere Geflecht. Es ist an der äußersten Fläche in der ersten Schicht der Marksubstanz angeordnet. Auf

einem tangentialen Flachschnitte hat dieses Geflecht folgendes Aussehen (Fig. 3, Taf. IV). Längs der Oberfläche ziehen feine, wenig variköse Fasern (*lf*), die mit ihrer Entfernung von der Ursprungsstelle



Textfig. 15.

Senkrechter Schnitt durch das zweite optische Ganglion einer *Aeschna*-Larve. Verfahren nach Golgi. Vergr. 410:1. *I, II, III*, drei Hauptschichten der Marksubstanz; p^1, p^2, p^3, p^4, Geflechte aus dünnen geradlinigen Fasern; P^1, P^2, P^3, P^4, Geflechte aus dicken Fasern; *c*, eine Anastomose zwischen P^1 und P^2; *f*, durchziehender Fortsatz einer Zelle der äußeren Kernschicht.

(der Eckanhäufung von Zellen) allmählich divergieren und dermaßen längs der ganzen Oberfläche der Marksubstanz verlaufen. Unter ihnen, sie in einem rechten Winkel kreuzend, verlaufen gleiche Fasern (*gf*). Ihren Ursprung habe ich nicht feststellen können. Aller Wahrschein-

lichkeit nach sind diese Fasern Fortsätze eines Teils der Zellen der äußeren Körnerschicht.

Noch tiefer sind dicke, stark verzweigte Fasern angeordnet (*P*). Zwischen ihnen sind stets desgleichen dicke Fasern anzutreffen, die auf ihrem Gesamtverlauf mit kleinen kurzen Ästchen besetzt sind. Diese »Moosfasern« (*m*) sind aller Wahrscheinlichkeit nach nur Abzweigungen der dicken Fasern und erhalten das beschriebene Aussehen bloß infolge Silberniederschläge. Möglich ist es jedoch, wenn auch wenig wahrscheinlich, daß sie Gebilde sui generis sind; in diesem Falle ist ihre Herkunft für mich vollkommen unklar.

Von den Fasern des glatten, geradlinigen Geflechtes ziehen in die Tiefe der Marksubstanz zahlreiche Ästchen (Fig. 7, Taf. III), die nach sehr kurzem Verlaufe in baumförmige Verzweigungen (*b*) zerfallen. Diese sämtlichen Verzweigungen sind in einer Lage angeordnet und bilden in der ersten Schicht der Marksubstanz, zwischen deren äußerer Oberfläche und der palissadenförmigen Zwischenschicht (*ps*, Fig. 7, Taf. III, *b*, Textfig. 6) eine besondere Zwischenschicht, die bereits auf den gewöhnlichen Präparaten sichtbar ist und auf der Textfig. 6 mit *a* bezeichnet ist. Auf der Grenze zwischen der ersten und zweiten Hauptschicht (p^2, Textfig. 6) ist ein zweites Geflecht angeordnet, das jedoch einfacher gebaut ist. Hier sind nur dicke, reichverzweigte Fasern vorhanden (P^2, Textfig. 15), die das eine Geflecht bilden und feine geradlinige Fasern, die ein zweites Geflecht zusammensetzen (p^2, Textfig. 12, 15).

Ein drittes Geflecht von vollkommen gleichem Charakter liegt an der Grenze der zweiten und dritten Hauptschicht der Marksubstanz (p^3. Textfig. 6, P^2, Textfig. 14, p^3, Textfig. 12, p^3, P^3, Textfig. 15). In der dritten Schicht, an deren inneren Oberfläche (p^4, Textfig. 6) liegen schließlich noch zwei Geflechte des gleichen Charakters wie die vorhergehenden, d. h. ein dickes verzweigtes und ein feines geradliniges (p^4, Textfig. 12, P^3, Textfig. 14, p^4 P^4, Textfig. 15).

Von dem einen Geflecht zum andern ziehen Verbindungsfasern, wobei die dicken Geflechte durch dicke, die feinen durch feine Fasern verbunden werden. Derartige Verbindungen zwischen den dicken Geflechten sind ausgezeichnet auf der Textfig. 15 (*c*) sichtbar. Die Verbindungen der geradlinigen Geflechte treten deutlich auf der Textfig. 13 hervor, auf der zahlreiche feine Fasern wahrnehmbar sind, die in Windungen durch die Marksubstanz in schräger Richtung verlaufen; gleiche Fasern sind auch auf der Textfig. 15 sichtbar.

Die verzweigten Geflechte, die auf GOLGI-Präparaten aus dicken Fasern zu bestehen scheinen, färben sich ausgezeichnet mit Methylenblau; auf derartigen Präparaten erweisen sich diese Fasern viel feiner und stärker varikös. Ein Teil eines derartigen Geflechtes ist bei einer Vergrößerung mit dem Immersionssystem auf Fig. 4, Taf. II abgebildet.

Die Marksubstanz des zweiten Ganglions. Sämtliche oben beschriebene Fasern bilden mit ihren Verzweigungen die centrale Marksubstanz, die bereits auf gewöhnlichen Präparaten einen ungemein komplizierten, geschichteten Bau aufweist. Alle diese Schichten werden von äußerst charakteristischen und zwar für jede derselben charakteristischen Fasern und deren Verzweigungen gebildet. Von der Außenfläche ausgehend können in der Marksubstanz folgende Schichten unterschieden werden (Textfig. 6). An der Oberfläche ist ein äußeres dreischichtiges Geflecht angeordnet (p^1). Von dem äußeren geradlinigen Geflechte abgehende Ästchen mit baumförmigen Verzweigungen bilden die folgende Schicht (a); darauf folgt die palissadenförmige Schicht, die von den Enden des aus dem äußeren Chiasma eintretenden Fasern, sowie von den sie umflechtenden Verzweigungen von Lokalzellen der äußeren Körnerschicht gebildet wird. Unmittelbar unterhalb dieser Schicht liegt eine helle Zwischenschicht (p^2), die die ersten zwei Hauptschichten der Marksubstanz trennt und in der die zwei folgenden horizontalen Geflechte angeordnet sind (p^2, P^2, Textfig. 15). Auf diese folgt die mittlere Hauptschicht der Marksubstanz (II), die keinerlei Zwischenschichten enthält; unterhalb derselben liegt jedoch ein heller Streifen (p^3), in welchem die beiden folgenden horizontalen Geflechte verlaufen (p^3, P^3, Textfig. 15). In der dritten Markschicht (III, Textfig. 6), ist in der Mitte eine Zwischenschicht, die von den Schlingen der rückläufigen Fortsätze der inneren Körnerschicht (b^3) gebildet wird, vorhanden; an der inneren Oberfläche sind dann schließlich die beiden letzten horizontalen Geflechte angeordnet (p^4). Sämtliche Zwischenräume zwischen den beschriebenen, charakteristischen Schichten sind mit Verzweigungen der Fortsätze von Zellen der äußeren und inneren Körnerschicht erfüllt. Werden somit sämtliche Zwischenräume und horizontale Geflechte als selbständige Schichten gerechnet, so können in der Marksubstanz des zweiten Ganglions 18 Schichten gezählt werden. Auf einen derartigen komplizierten Bau der optischen Centra weist auch RADL (1912) in seinem Buche hin, wobei er ihm eine große Bedeutung für die Sehfunktion zuspricht.

d. Das innere Chiasma.

Aus dem zweiten Ganglion opticum treten, wie ich bereits oben geschildert habe, folgende Fasern aus: Durchziehende Fortsätze der Zellen der äußeren Körnerschicht, rückläufige Fortsätze der Zellen der inneren Körnerschicht und die proximalen Teiläste der T-förmigen Fortsätze der Zellen derselben Schicht.

Die Kreuzung der Fasern erfolgt in diesem Chiasma hauptsächlich in derselben Ebene, wie in dem äußeren Chiasma; so daß sie am besten auf streng senkrechten Schnitten sichtbar ist (Textfig. 7). Hier kreuzen sich jedoch augenscheinlich nicht alle Fasern. Vollkommen zweifellos läßt sich nur die volle Kreuzung der durchziehenden Fasern von Zellen der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions feststellen. Hinsichtlich der übrigen aus diesem Ganglion in das Chiasma eintretenden Fasern habe ich aus meinen Präparaten den Eindruck davongetragen, daß dieselben sich nicht kreuzen, obgleich die Lösung dieser Frage sehr schwierig ist, da dazu vollkommen klare und vollständige Bilder erforderlich sind, die vermittelst der Methode von GOLGI um so schwieriger zu erhalten sind, als im Chiasma fast stets Niederschläge ausfallen. Auf totalen, mit Methylenblau gefärbten Präparaten gelingt es überhaupt nicht, eine klare Vorstellung von dem Chiasma zu erhalten.

Jedenfalls stellt das innere Chiasma, wie aus der Beschreibung des dritten Ganglions ersichtlich sein wird, ein dermaßen kompliziertes Gebilde dar, das zu entwirren nicht so einfach ist, wie es der erste, flüchtige Anblick erscheinen läßt.

KENYON (1897) sah bei der Biene im inneren Chiasma die Kreuzung nur der durchziehenden Fasern der äußeren Zellen des zweiten Ganglions, was natürlich vollkommen verständlich ist, da KENYON im zweiten Ganglion überhaupt keine andern Zellen gesehen hat.

R. CAJAL hat die Fliege untersucht, bei dieser (wie überhaupt bei den Diptera), so wie bei den Lepidoptera ist ein inneres Chiasma nicht vorhanden. Außerdem ist in diesen Ordnungen der Insekten auch das dritte optische Ganglion vollkommen abweichend von den andern Gruppen gebaut.

Der weitere Vergleich meiner Befunde mit denjenigen R. CAJALs stößt daher auf große Schwierigkeiten, die außerdem noch dadurch gesteigert werden, daß diesem Forscher, wie er es selber mitteilt, vieles vom Bau des dritten Ganglion opticum oder wie er es nennt »foco ovoideo«, unaufgeklärt geblieben ist.

Der Vergleich des Baues des dritten Ganglions von Insekten, die ein inneres Chiasma haben, mit denjenigen von Insekten, die ein inneres Chiasma nicht haben, bietet ein großes Interesse, besonders nach der Aufstellung des Prinzips von Radl, der die Lage des Ganglions in Zusammenhang mit einem vorhandenen oder nicht vorhandenen Chiasma stellt. Leider kann ich einen derartigen Vergleich nicht durchführen, da die Untersuchungen von R. Cajal ein viel zu geringes Material geben.

e. Das dritte Ganglion opticum.

Dieses Ganglion besteht, wie bereits geschildert worden ist, aus vier Markmassen, an die sich zwei Zellanhäufungen — eine äußere und eine innere Kernschicht anschließen (Textfig. 7, III_1—III_4 *aks*, *iks*).

Ich beginne die Beschreibung der Nervenelemente des dritten Ganglions mit den aus dem inneren Chiasma in ihn eintretenden Fasern, beschreibe darauf die äußere und innere Körnerschicht und schließlich die drei ersten Markmassen. — Die vierte Markmasse, die in einem gewissen Grade ein selbständiges Gebilde darstellt, werde ich gesondert beschreiben. Aus dem inneren Chiasma treten in das dritte Ganglion dreierlei Faserarten ein: die durchziehenden Fasern von Zellen der äußeren Körnerschicht, rückläufige Fortsätze und T-förmige Fortsätze von Zellen der inneren Körnerschicht.

Die durchziehenden Fasern von Zellen der äußeren Körnerschicht treten in die Marksubstanz des dritten Ganglions nach ihrer Kreuzung im inneren Chiasma ein und endigen in verschiedener Höhe in baumförmigen Verzweigungen. Ein Teil derartiger Fortsätze endigt in der ersten Markmasse in der Nähe ihrer äußeren Oberfäche. Ein Teil dieser Endigungen (*chf*, Fig. 5, Taf. V) ist annähernd in einer Reihe angeordnet, andre wieder sind anders gelagert, wie es die Figur zeigt. — Andre Fasern dieser Art dringen durch die erste Markmasse unter Abgabe von Seitenästen hindurch und endigen blos in der zweiten (Fig. 3, Taf. V *chf* und Fig. 5, Taf. VI *fl*), wieder andere Fasern verlaufen auch unter Abgabe von Seitenästen durch die zweite Markmasse und endigen erst in der dritten (*Fe*, Fig. 5, Taf. VI). Alle diese Fasern sind dünn, varikös, ihre Endverzweigungen haben einen diffusen Charakter, so daß an den Stellen, an denen sie zahlreich vorhanden sind, es schwer ist, zu bestimmen, wo die eine Endverzweigung beginnt, die andre aufhört. Infolgedessen muß meine Einteilung derselben mit einiger Vorsicht mit dem angegebenen Vorbehalt aufgenommen werden. Augenscheinlich durchlaufen diese Fasern mit ihren Verästelungen die drei

ersten Markmassen des dritten Ganglions, möglicherweise treten sie auch in die vierte ein.

Die Fortsätze der Zellen der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions mit T-förmiger Teilung verlaufen durch das innere Chiasma und die äußere Körnerschicht des dritten Ganglions und treten in dessen Marksubstanz ein. Hier dringen sie durch die erste Markmasse in senkrechter Richtung vor, wobei sie dichte, jedoch relativ kurze Seitenäste abgeben (Fig. 6, Taf. 5). An der Grenze zwischen der ersten und zweiten Markmasse biegen diese Fasern ungefähr in einem Winkel von 90° ab, verlaufen längs dieser Grenze zur vierten Markmasse, wo sie endigen (conf. Schema Taf. I, Rz_1).

Die rückläufigen Fortsätze von Zellen der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions teilen sich nach dem Austritt aus dem Chiasma Y-artig in zwei Äste (*rf*, *t*, Fig. 7, Taf. V) noch im Bereich der äußeren Körnerschicht des dritten Ganglions. Der eine der Teiläste dringt darauf in die erste Markmasse ein, verläuft in ihr eine sehr kurze Strecke und endigt in der ersten Zwischenschicht (*a*, Fig. 7, Taf. V) in einer sehr charakteristischen Endverzweigung. Hierbei teilt sich die Faser in mehrere (gewöhnlich drei) dicke Äste, die ihrerseits wieder einige kleine Auswüchse bilden. Drei derartige Verzweigungen sind auf Fig. 7, Taf. V, *te* dargestellt. Der andere Teilast verläuft in der äußeren Körnerschicht, parallel der Oberfläche der ersten Markmasse, zur vierten Markschicht (*T*, Fig. 7, Taf. V), wobei sämtliche gleichartige Fasern ganze Nervenstämmchen bilden. In der vierten Markmasse endigen sämtliche derartige Fasern (conf. Schema Taf. I *kz*).

Kenyon (1897) beschreibt im dritten Ganglion nur die Endigungen durchziehender Fortsätze der Zellen der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions ungefähr ebenso wie ich sie gesehen.

Zellen der äußeren Körnerschicht. In der äußeren Körnerschicht habe ich nur Zellen zweierlei Typus beobachtet. Die Fortsätze beider Zelltypen treten nicht aus dem Bereich des dritten Ganglions heraus, infolgedessen sie nach der von mir angenommenen Terminologie als Lokalzellen bezeichnet werden müssen.

Bei den einen Zellen (*lz*, Fig. 7, Taf. V) tritt der Fortsatz nach seinem Verlauf durch die äußere Körnerschicht in die erste Markmasse ein, Hier erreicht er die erste Zwischenschicht (*a*, Fig 7, Taf V) und gibt auf der Höhe derselben eine ungemein dichte Seitenverzweigung (*cv*) ab, die nicht aus dem Bereich dieser Zwischenschicht austritt. Diese Seitenverzweigung erinnert ihrem Charakter nach an die dichten

Büschel, mit denen die Schlingen der rückläufigen Fortsätze von Zellen der inneren Körnerschicht in der dritten Schicht der Marksubstanz des zweiten Ganglions endigen. Bisweilen sind diese Verzweigungen dermaßen dicht, daß sie als Muff erscheinen, durch welchen die Nervenfaser hindurchtritt (Fig 7, Taf V *cr*, Fig. 1, Taf. VI). Die Nervenfaser selber (*lf*, *lf*¹, Fig. 1, Taf. VI) verläuft weiter durch den übrigen Teil der ersten Markmasse, darauf durch die zweite und endigt erst in der dritten, wobei sie auf ihrem ganzen Verlauf keinen Seitenast abgibt.

Die Endverzweigung dieser Faser im dritten Marklager ist sehr charakteristisch (Fig 2 *cr*, Taf V). Obgleich sie ein differentes Aussehen hat, so erinnert sie dennoch sehr an die Endverzweigung des rückläufigen Fortsatzes von Zellen der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions in der ersten Markmasse des dritten Ganglions. Auch hier ist der Endapparat im Vergleich zu der ihn bildenden Faser verdickt. Desgleichen fehlen hier reiche baumförmige Verzweigungen; es sind nur sehr kurze und dicke Seitenäste vorhanden usw. Diese Zellen schlage ich vor als äußere Lokalzellen des I. Typus des dritten Ganglion zu bezeichnen.

Die äußeren Lokalzellen des II. Typus entsenden ihren einzigen Fortsatz desgleichen in die erste Markmasse. Hier verläuft er durch die äußere Zwischenschicht (*a*, Fig. 7, Taf. V) und nur nach dem Austritt aus derselben gibt er variköse Seitenverzweigungen ab (*Lf*, Fig. 1, Taf. VI, Fig. 7, Taf. V). Nach einem somit kurzen Verlauf teilt er sich in zwei Äste. Beide Äste verlaufen einander parallel, beide sind mit varikösen Ästchen besetzt.

Der eine derselben endigt, bevor er die Grenzlinie zwischen der ersten und zweiten Markmasse erreicht hat; der andere durchläuft die ganze erste Markmasse, biegt längs der Grenzlinie um und zieht zur vierten Markmasse, in der er sein Ende erreicht (Fig. 1, *Lf*, Taf. VI). Bereits nach dem Austritt aus der ersten Markmasse fehlen ihm jegliche Seitenäste (conf. Schema Taf. I, LZ^1).

In der äußeren Körnerschicht des dritten Ganglions beschreibt Kenyon (1897) bei der Biene bloß Zellen eines Typus, die nach meiner Terminologie als Zellen mit durchziehenden Fortsätzen bezeichnet werden müßten, da diese erst in dem oberen Schlundganglion endigen.

Derartige Zellen habe ich bei den Wasserjungferlarven nicht gesehen; die Verbindung mit dem Gehirn erfolgt außerdem meiner Meinung nach auf andre Weise. Kenyon gibt leider nur ein Schema, in-

folgedessen ist ein Vergleich unsrer Befunde sehr erschwert, außerdem hat KENYON keine derartigen Zellen, wie die soeben von mir beschriebenen Lokalzellen, gesehen.



Textfig. 16.

Ein senkrechter Schnitt durch die optischen Ganglien einer *Aeschna*-Larve. Verfahren nach GOLGI. Vergr. 235:1. *I, II, III*, die drei Hauptschichten der Marksubstanz des zweiten Ganglions; *Ff*, durchziehende Fasern dessen äußerer Körnerschicht; *F*, Fasern des inneren Chiasma *Z*, Zellen der Eckanhäufung; *C*, Commissur; *t*, T-förmige Verzweigung; *2, 3*, die zweite und dritte Markmasse des dritten Ganglions; *lf*, Endigung des Fortsatzes einer äußeren Lokalzelle des I. Typus; *Ce*, Verzweigungen der Commissurenfasern.

Bevor ich auf die Beschreibung der inneren Körnerschicht des dritten Ganglions übergehe, muß ich noch des Faserbündels erwähnen, welches den inneren Winkel des zweiten Ganglions mit dem

dritten verbindet und welches ich vorschlage, als Commissur zu bezeichnen.

Diese Commissur stellt ein sehr kompliziertes Gebilde vor, dessen Untersuchung dadurch erschwert wird, daß die dasselbe bildenden Fasern dicht bei einander liegen, infolgedessen sie schwer auf weitere Strecken verfolgt werden können.

In der Commissur können zwei Teile unterschieden werden. Eine Hälfte derselben, die an das zweite Ganglion sich anschließt, enthält außer Fasern, die letzteren mit dem dritten Ganglion verbinden und dicker Fasern, die ins Gehirn verlaufen, noch Fasern, die Fortsätze der Eckzellen des zweiten Ganglions darstellen und in der Commissur verlaufen, um in der Marksubstanz dieses Ganglions ein Geflecht zu bilden (*pf*, Textfig. 16).

In der andern, an das dritte Ganglion grenzenden Hälfte der Commissur verlaufen außer den angegebenen Zellen noch Fortsätze der inneren Zellen dieses Ganglions, die zu seiner Marksubstanz ziehen. Wie bereits oben beschrieben wurde, so verzweigen sich die Fortsätze der großen, in der Zellanhäufung des inneren Winkels des zweiten Ganglions gelegenen Zellen (conf. Taf. I) T-förmig, wobei der eine dicke Teilast in die Marksubstanz des zweiten Ganglions eintritt und daselbst ein verzweigtes Geflecht bildet (P^1—P^4), während der andere ebenso dicke Teilast zum Gehirn verläuft.

Diese dicken Fasern verlaufen, wie ich soeben erwähnt habe, in der Commissur, an der Stelle jedoch, wo diese zum dritten Ganglion abbiegt, treten sie aus derselben aus und ziehen als selbständiges Bündel in das obere Schlundganglion (conf. Schema Taf. I).

Da jedoch die Annahme (siehe oben) möglich ist, daß ein Teil dieser Fasern nicht mit den großen Zellen des zweiten Ganglions in Verbindung steht, sondern centralen Ursprungs ist; so muß zugegeben werden, daß in diesem Faserbündel auch derartige Fasern verlaufen können. Alle bisher beschriebenen Fasern haben somit keine direkten Beziehungen zur Commissur. Wahre Commissurenfasern sind nur die Fortsätze derjenigen kleinen Zellen der Eckanhäufung des zweiten Ganglions, die sich T-förmig verzweigen (*t*, Textfig. 16). Ein Teilast eines derartigen Fortsatzes dringt, wie beschrieben wurde, bereits vorher in die Marksubstanz des zweiten Ganglions ein, wobei es sich den horizontalen geradlinigen Geflechten zugesellt; der andere Teilast dagegen verläuft zur Marksubstanz des dritten Ganglions (Taf. I, Textfig. 16).

Ein Bündel derartiger Fasern verläuft zunächst längs der oberen[1] Oberfläche der dritten Markmasse, biegt um deren innere Oberfläche herum und dringt schließlich in die Marksubstanz des dritten Ganglions ein, längs der Grenzlinie zwischen seiner zweiten und dritten Markmasse. Längs dieser Grenze verläuft das Bündel fast bis zu deren äußerem Abschnitte, wobei es in einzelne Fasern zerfällt (*Ce*, Textfig. 16). Diese Fasern sind hier dermaßen durcheinandergewirrt, sowohl mit einander als auch mit Fasern anderer Art, daß ich trotz größter Mühe ihre Endigungsweise nicht genau habe feststellen können. Diese Fasern geben augenscheinlich in der zweiten, hauptsächlich jedoch in der dritten Markmasse dichte Geflechte, von denen zahlreiche variköse Ästchen abgehen.

Auf einigen Präparaten (Textfig 17) werden in der dritten Markmasse Endverzweigungen in Gestalt kleiner Bündel imprägniert (*cv*), die augenscheinlich von Commissurenfasern stammen, obgleich auch hier die Beziehungen dermaßen verwickelt sind, wie es bereits die Zeichnung zeigt, daß über sie nichts genaues ausgesagt werden kann.

Die innere Körnerschicht des dritten Ganglions ist kein selbständiges anatomisches Gebilde, sondern mit der Eckanhäufung von Zellen des zweiten Ganglions zu einer Masse verschmolzen und grenzt unmittelbar an die Commissur. In der inneren Körnerschicht können mindestens vier Zelltypen unterschieden werden.

Alle diese Zellen sind von gewöhnlicher Größe, rund und unipolar.

Wie aus dem folgenden ersichtlich sein wird, so ist es äußerst schwierig, ihren Fortsatz von seinem Ursprunge bis an sein Ende zu verfolgen, infolgedessen kann eine Vorstellung von ihm nur durch Kombination verschiedener Schnitte gewonnen werden. Doch auch bei diesem Verfahren können vollkommen überzeugende Bilder erhalten werden, die es gestatten, eine genaue Aussage über diese Zellen zu machen.

Die Fortsätze sämtlicher vier Zelltypen sammeln sich in ein Bündel, das sich der Commissur beigesellt und mit ihr um die äußere und innere Oberfläche der dritten Markmasse zieht. Weiter tritt dieses Bündel gleichfalls mit den Commissurenfasern in die Marksubstanz, längs der Grenzlinie zwischen der zweiten und dritten Markmasse (Taf. I, Textfig 16, Fig. 5, *Cf*, Taf. VI, Fig. 3 *ef*, *ef'*, Taf. V) ein.

---

[1] Hinsichtlich der Orientierung siehe oben am Anfange der topographischen Schilderung der Sehganglien.

Hier verzweigen sich die Fortsäte der inneren Zellen T-förmig, wobei ein Teilast (Fig. 1 *cv*, Fig. 3, Taf. V, Fig. 5 *t*, Taf. VI) durch die dritte Markmasse hindurchzieht, ihre obere Oberfläche erreicht, aus ihr heraustritt, in der Richtung zum Gehirn umbiegt und in das letzte verläuft (*cn*, Fig. 3, Taf. V, *rf*, Fig. 5, Taf. IV).



Textfig. 17.

Durchschnitt durch das dritte Ganglion opticum einer *Aeschna*-Larve. Verfahren nach GOLGI. Vergr. 410:1. 1, 2, 3, die drei ersten Markmassen des dritten Ganglions; *ef*, Commissurenbündel; *af*, eintretende Bündel; *cv*, Endverzweigungen von Commissurenfasern (?); *fe*, Endverzweigungen durchziehender Fortsätze von äußeren Zellen des zweiten Ganglion opticum.

Diese Fasern bilden in ihrer Gesamtheit ein selbständiges centripetales Bündel. Ein Unterschied in diesen Fortsätzen sämtlicher vier Zelltypen der inneren Körnerschicht ist nicht zu erkennen.

Anders verhält es sich mit den zweiten Teilästen, deren ein Teil in die zweite, ein anderer in die erste Markmasse zieht.

Die einen derselben nehmen unmittelbar nach der T-förmigen Teilung an Dicke zu, verlaufen eine kurze Strecke in der zweiten Markmasse (Fig. 5, Taf. VI *Re*), geben gleich dicke Seitenäste ab, verzweigen sich schließlich selber und endigen somit, ohne die zweite Markmasse zu verlassen. An den verdickten Hauptverzweigungen sind zahlreiche feine, variköse Fädchen angeordnet. Der allgemeinen Form nach kann diese ganze Endverzweigung mit einem Hirschgeweih verglichen werden.

In der zweiten Markmasse werden außerdem noch einige reichlicher verzweigte Endbäumchen in der Art der in Fig. 3 e_2, Taf. V abgebildeten, angetroffen; sie in einen besonderen Typus zu sondern, sehe ich keinen besonderen Grund, da der Charakter der Verzweigungen derselbe wie im vorigen Fall ist. Die andere Art der Teiläste verdickt sich desgleichen unmittelbar nach der T-förmigen Teilung; sie geben jedoch in der zweiten Markmasse bloß wenige Seitenäste ab, während die Hauptmenge ihrer Verzweigungen bereits in der ersten Markmasse angeordnet ist (Taf. V, Fig. 1 *v*).

Wie es die Figur zeigt, besteht diese Endverzweigung aus viel feineren Ästchen und nimmt viel mehr Platz ein als beim ersten Typus. Außerdem muß noch vermerkt werden, daß die Endverzweigungen dieses Typus niemals besonders tief in die erste Marksubstanz eindringen, sondern sich nur auf deren innere Hälfte beschränken (Fig. 3, Taf. V, *ed*).

Die Teiläste der dritten Art werden nach der T-förmigen Teilung fast nicht verdickt und verlaufen ohne irgendwelche Seitenäste ab-, zugeben, durch die zweite Markmasse zur ersten. Hier verlaufen sie (Fig. 1, Taf. V lv_1, Fig. 3 *ec*, *eb*) in derselben Weise bis zur dritten Zwischenschicht (*e*, Fig. 3, Taf. V) und verzweigen sich, sobald sie dieselbe erreicht haben, in ein Büschel variköser Fasern, die sich allmählich verfeinern gegen ihre distalen Enden (Fig. 1, Taf. V). Diese Endbüschel sind mit ihren Ästen in einer (zur Larve dorsoventralen) Richtung ausgezogen, so daß auf vertikalen Schnitten sie das Aussehen von Bäumen, die vom Winde geneigt werden, haben (Fig. 1, Taf. V). Auf Horizontalschnitten ist ihr Aussehen bereits ein andres, wie es die Fig. 3 ec_1 derselben Tafel zeigt.

Von diesen Büscheln verlaufen noch je ein oder zwei Ästchen nach oben; dieselben erreichen die zweite Zwischenschicht (*eb*, Fig. 3, Taf. V) und geben hier eine in derselben Richtung ausgezogene Endverzweigung.

Diese Verzweigungen haben somit eine sehr charakteristische

Form und Lage und bilden in ihrer Gesamtheit die zweite und dritte Zwischenschicht (*b* und *c*, Fig. 3, Taf. V) der ersten Markmasse, die bereits auf gewöhnlichen Präparaten sichtbar sind.

Der äußere Teilast des T-förmigen Fortsatzes von Zellen des vierten Typus verläuft bis zur äußeren Oberfläche der zweiten Markmasse, bildet hier Endverzweigungen und gibt einen oder zwei lange Äste ab (Fig. 1, Taf. V *dv*), die fast bis zur äußeren Oberfläche der ersten Markmasse ziehen und hier in eine diffuse Endverzweigung zerfallen.

Wie aus der gegebenen Schilderung hervorgeht, können somit in Berücksichtigung des Charakters der Endverzweigungen an den Zellen der inneren Körnerschicht des dritten Ganglions zweifellos vier Typen unterschieden (*RZ*, Taf. I) werden. Hinsichtlich der Beziehungen ihrer Fortsätze zu den andern Elementen des dritten Ganglions sind keine scharfen Unterschiede an den Zellen der vier Typen durchführbar, da sie alle das dritte Ganglion mit dem Gehirn verbinden (Schema Taf. I).

Große Zellen, die an dem dritten Ganglion gelegen sind. Zwischen der dritten optischen Ganglienmasse und dem Gehirn liegen, indem sie die beiden verbindenden Nervenbündel umgeben, Gruppen großer Nervenzellen der Art, wie die großen Zellen an dem zweiten Ganglion. Diese Zellen sind unipolar, ihr Fortsatz teilt sich T-förmig, wonach sich die Teiläste verdicken; der eine derselben verläuft ins Gehirn, der andere in eine der Markmassen des dritten Ganglions. Die Beschreibung der vierten Markmasse gebe ich, wie bereits erwähnt, zum Schluß, werde daher auch die zu ihr in Beziehung tretenden großen Zellen hier nicht weiter beschreiben.

Bevor ich jedoch zur ausführlichen Beschreibung der Fortsätze der anderen großen Zellen übergehe, will ich bemerken, daß sie sich auf ihrem Verlauf von der Zelle bis zur T-förmigen Verzweigung ebenso schlecht tingieren (sowohl mit Methylenblau als besonders nach dem Verfahren von Golgi), wie die entsprechenden Abschnitte der Fortsätze der großen Zellen des zweiten Ganglions. Der übrige Teil derselben, sowohl der zum Gehirn verlaufende als auch der in das dritte Ganglion eintretende, färben sich dagegen ausgezeichnet nach beiden Verfahren.

Nach den Überlegungen, die ich bei der Beschreibung des zweiten Ganglions ausgesprochen habe, muß auch hier die Möglichkeit zugegeben werden, daß nicht alle in das dritte Ganglion eintretenden dicken Fasern mit den neben diesem gelegenen großen Nervenzellen verbunden sind, sondern daß diese Fasern auch aus dem Gehirn stammen können.

In das dritte Ganglion treten diese Fasern in einigen Bündeln ein.

Auf der Fig. 6, Taf. II ist von einem Methylenblaupräparat gerade die Eintrittsstelle der hier beschriebenen Fasern abgebildet. Auf der Figur ist auch eine große, den ersten drei Markmassen (*a*) anliegende Zelle (*Za*), sowie ihr Fortsatz mit der T-förmigen Teilung sichtbar.

Die eintretenden dicken Fasern verteilen sich in den Markmassen folgendermaßen: In der ersten Markmasse verteilen sich diese Fasern in zwei Reihen. Die einen derselben treten in diese Masse von ihrem inneren Winkel aus ein und bilden in ihr längs ihrer ganzen äußeren Fläche ein Geflecht. Hierbei verzweigen sich die Fasern sofort nach ihrem Eintritt in die Marksubstanz (Fig. 3, Taf. VI, P^1), in eine große Anzahl sekundärer Ästchen, so daß das ganze Geflecht dasselbe Aussehen erhält, wie die dicken verzweigten Geflechte des zweiten Ganglions. An der Bildung dieses, sowie sämtlicher folgender Geflechte beteiligt sich nur eine geringe Anzahl eintretender dicker Fasern. Ich bin sogar geneigt, anzunehmen, daß jedes Geflecht von einer, maximum zwei Fasern gebildet wird, falls man davon überzeugt sein könnte, daß bei den angewandten Verfahren in gewissen Fällen alle gleichnamigen Elemente gefärbt werden.

Andre dicke Fasern treten in die erste Markmasse mehr einwärts von deren dritten Zwischenschicht ein (conf. Schema Taf. I, *CZa*, sowie Fig. 4, P_2, Taf. VI). Hier verzweigen sie sich in mehr oder weniger dicke Stämme, von denen zahlreiche feinere Ästchen abgehen und zur Grenzschicht zwischen der ersten und zweiten Markmasse verlaufen. Ohne dieselbe zu erreichen, zerfallen diese feinen Ästchen in kleine, baumförmige Verzweigungen (Fig. 4, Taf. VI). In die zweite Masse treten die dicken Fasern neben der an die erste Markmasse angrenzenden Oberfläche ein (Fig. 3, Taf. VI P_2) und bilden dort ein gleiches Geflecht wie das obere dieser letzteren. In die dritte Markmasse dringen diese Fasern längs ihrer inneren (in bezug auf die Larve dorsale) Oberfläche ein und bilden hier ein gleichartiges, vielleicht jedoch feineres Geflecht (Fig. 3, Taf. VI, P_3).

Eine im allgemeinen mit der meinigen übereinstimmende Beschreibung der dicken horizontalen Geflechte und der großen Zellen, die sie mit ihren Fortsätzen bilden, gibt auch Kenyon (1897) für die Biene.

Die ersten drei Markmassen des dritten Ganglions haben somit einen äußerst komplizierten Bau, nicht weniger kompliziert als die Marksubstanz des zweiten Ganglions. Auch hier ist der geschichtete Bau gut ausgebildet. Derselbe tritt, wenn auch nicht so scharf, wie in dem zweiten Ganglion in der ersten Markmasse hervor und ist sogar

deutlich auf den gewöhnlichen Präparaten sichtbar. Die zweite und besonders die dritte Markmasse sind relativ klein und offenbaren keine deutliche Schichtung.

Die äußerste Schicht der ersten Masse wird von einem horizontalen Geflecht gebildet (*P*, Fig. 3, Taf. VI). Weiter nach innen von diesem Geflecht liegt die erste Zwischenschicht, ein sehr konstantes Gebilde, in dessen Höhe die Äste der rückläufigen Zellen der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions endigen und die dichten Seitenverzweigungen der äußeren Zellen des I. Typus des dritten Ganglions gelagert sind (*a*, Fig. 7, Taf. V). In einiger Entfernung nach innen zu von dieser Zwischenschicht liegt eine zweite schmale und weiterhin die breitere, dritte, die von den charakteristischen Verzweigungen der inneren Zellen vom III. Typus des dritten Ganglions gebildet werden (Fig. 3, Taf. V *b*, *c*). Weiter folgt das zweite horizontale Geflecht (P_2, Fig. 4, Taf. VI) und dessen Endverzweigungen, die bereits dicht an der inneren Fläche der ersten Markmasse liegen. In der hellen, die beiden ersten Markmassen trennenden Zwischenschicht verlaufen Fasern, die zur vierten Markmasse ziehen. In der zweiten Markmasse ist nur das horizontale Geflecht zu vermerken. Die Grenzschicht zwischen der zweiten und dritten Masse wird von den Commissurenfasern eingenommen. In der dritten Masse ist wiederum ein horizontales Geflecht sowie längs ihrer Oberfläche zum Gehirn ziehende Fasern vorhanden. Werden somit die ersten drei Markmassen als ein Ganzes angesehen und die sie bildenden Schichten mit Berücksichtigung der Zwischenräume zwischen den einzelnen Schichten, welche von Faserverzweigungen mit einer weniger regelmäßigen Anordnung gebildet werden (Fortsätze der äußeren Zellen vom II. Typus, der inneren Zellen vom I, II und IV. Typus, einige eintretende Fasern u. dgl.) gezählt, so können derartige Schichten in den ersten drei Markmassen in der Zahl von 20 oder 21 gezählt werden, mehr somit als sogar im zweiten Ganglion.

Die vierte Markmasse besteht aus einem Körper und zwei Flügeln (Taf. II, Fig. 6, *4*), die die erste Markmasse umgreifen. Die Flügel sind sehr dünn und sind nur auf Totalpräparaten gut sichtbar. Infolge ihrer assymmetrischen Lage werden sie weder auf senkrechten noch auf horizontalen Schnitten gut orientiert und stellen daher für die Untersuchung bedeutende Schwierigkeiten vor. Außerdem wird die vierte Masse schwieriger als die übrigen Abschnitte sowohl von Methylenblau als auch nach dem Golgi-Verfahren gefärbt, infolgedessen sie auch bei mir ungenügender untersucht worden ist als die übrigen.

In diese Masse treten die Fasern an zwei Stellen ein.

Wie ich bereits oben erwähnt habe, so teilen sich die rückläufigen Fortsätze der inneren Zellen des zweiten Ganglions, nachdem sie das dritte erreicht haben, Y-förmig, wobei der eine Teilast in der ersten Markmasse des dritten Ganglions endigt.

Die andern Teiläste sammeln sich in ein Bündel, das längs der Oberfläche der ersten Markmasse zur vierten verläuft. Nachdem es diese erreicht hat, tritt es in dieselbe ein, zerfällt in einzelne Fasern, wobei jede derselben in einer kleinen, charakteristischen Endverzweigung endigt (*ev*, Fig. 2, Taf. VI), die der Endverzweigung der äußeren Zellen des I. Typus des dritten Ganglions sehr ähnlich ist. Derartige Endverzweigungen sind längs der ganzen vierten Markmasse ausgebreitet.

An einer andern Stelle treten in diese Masse diejenigen Fasern ein, welche in der Zwischenschicht der ersten und zweiten Markmasse verlaufen und von den Fortsätzen der äußeren Zellen des III. Ganglions vom II. Typus, sowie von den Fortsätzen von inneren Zellen des zweiten Ganglions mit T-förmiger Teilung gebildet werden (conf. oben). Außerdem treten hier auch, möglicherweise auf derselben Bahn wie die vorhergehenden auch einige der durchziehenden Fortsätze von äußeren Zellen des zweiten Ganglions ein, obgleich mir dieses sehr zweifelhaft erscheint.

Alle diese Fasern (*lf*, Fig. 4, Taf. V) treten in die vierte Markmasse ein, zerfallen hier in ein äußerst feines und diffuses Netz, welches die ganze Masse durchzieht.

Dieser Masse liegen desgleichen große Zellen an; eine Gruppe derselben ist auf Fig. 6, Taf. II z_4 abgebildet. Ihre Fortsätze teilen sich aller Wahrscheinlichkeit nach T-förmig[1], wobei ein Teilast zum Gehirn verläuft, während der andere in die Markmasse eintritt. Nach ihrem Eintritt in dieselbe teilen sich diese Fortsätze sofort fächerförmig in eine Reihe von Ästchen, welche sich längs der ganzen Markmasse ausbreiten und hierher kurze Endäste abgeben (Fig. 2, Taf. VI *P*). Hiermit kann ich auch die Beschreibung derjenigen Elemente beendigen, die es mir gelungen ist, in den optischen Ganglien von *Aeschna*-Larven wahrzunehmen. Über die Verbindung dieser Ganglien mit dem Gehirn werde ich ausführlich in meiner weiteren

---

[1] Diese Fortsätze färben sich ebenso schwer wie überhaupt diejenigen aller großen Zellen der optischen Ganglien. Ungeachtet dessen kann ich auf Grund meiner Präparate genügend sichere Aussage über ihren Charakter machen.

Arbeit berichten, die das Gehirn und die Bauchganglienkette zum Gegenstand hat.

Zunächst sei nur vermerkt, daß die dünnen in das Gehirn eintretenden Fasern, welche Fortsätze innerer Zellen des dritten Ganglions darstellen, im Protocerebrum derselben Seite endigen. Die dicken Fasern, die Fortsätze großer Zellen darstellen, verlaufen auf die entgegengesetzte Seite des Gehirns, ein Teil derselben möglicherweise auch in die optischen Ganglien des anderen Auges. Vollkommen sicher können diese Fragen nur im Zusammenhang mit dem Bau des oberen Schlundganglions entschieden werden. Die von mir bisher erhobenen Befunde stimmen mehr oder weniger mit denjenigen von Kenyon (1896) überein, der das Gehirn der Biene recht ausführlich untersucht hat.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleich derselben mit den Befunden andrer Forscher.

Fasse ich zum Schluß die Ergebnisse meiner Untersuchungen der optischen Ganglien von *Aeschna*-Larven zusammen, so wird folgendes Bild erhalten.

Das charakteristischste Merkmal der optischen Ganglien überhaupt ist, worauf bereits Radl (1902, 1912) hingewiesen hat, ihr geschichteter Bau, wobei mit der höheren Organisation dieser Ganglien auch ihre Kompliziertheit zunimmt.

Die Insekten geben nun das Beispiel von hochorganisierten Sehcentren ab. Mir scheint eines der wesentlichsten Resultate vorliegender Arbeit die Klarstellung der die Schichtung bedingenden Elemente zu sein.

Für jedes der drei optischen Ganglien sind die dasselbe zusammensetzenden Elemente annähernd die gleichen. Ich habe mich daher bemüht, ihnen möglichst rationelle Bezeichnungen zu geben, wobei ich zugleich die Bezeichnungen der andern Forscher berücksichtigte.

Unter den die Marksubstanz eines jeden Ganglions umgebenden Zellen können folgende Typen unterschieden werden.

I. Typus. Zellen mit durchziehenden Fortsätzen, d. h. Zellen, deren Fortsatz durch die Marksubstanz hindurchzieht, wobei er Seitenästchen abgibt und in ein anderes Ganglion verläuft.

II. Typus. Zellen mit rückläufigen Fortsätzen; Zellen, deren Fortsatz in die Marksubstanz eindringt, aus derselben jedoch wieder austritt, um in ein anderes Ganglion zu verlaufen. Derartige Zellen können einfache Fortsätze (*Rz*, Taf. I) oder mit T-förmiger Teilung haben (Rz^1, *RZ*, Taf. I).

III. Typus. Lokalzellen, d. h. Zellen, deren Fortsatz nicht aus dem Bereich seines Ganglions austritt. Diese Zellen können Fortsätze der verschiedensten Form haben.

Sämtliche aufgezählte Zelltypen bilden mit den Achsenabschnitten ihrer Fortsätze die senkrechten Fasern, die von einer Oberfläche der Marksubstanz zur andern ziehen.

Die Seitenverzweigungen der Fortsätze können in einer bestimmten Höhe fixiert sein und somit Schichten der Marksubstanz bilden oder sie sind diffus in der ganzen Masse derselben angeordnet.

Die anderen Zellen, die gewöhnlich seitwärts am Ganglion gelegen sind, ist es am besten als Zellen der horizontalen Geflechte zu bezeichnen, da ihre Fortsätze in der Marksubstanz sich verzweigen, wobei die von ihnen gebildeten Geflechte sich in zur Verlaufsrichtung der Fortsätze der ersten drei Zelltypen senkrechten Ebenen ausbreiten.

Auch unter diesen Zellen können mehrere Typen unterschieden werden:

a) Kleine Zellen der horizontalen Geflechte (*Lzp*,*czt*, Taf. I). Der Fortsatz der einen derselben ist einfach (*Lzp*), anderer mit einer T-förmigen Teilung (*czt*). Derartige Zellen verbinden zwei Ganglien (II und III) miteinander; sie können daher als Commissurenzellen bezeichnet werden. *b*) Große Zellen der horizontalen Geflechte (*cz*, *Cz*, *CZ*). Diese Zellen haben stets einen T-förmigen Fortsatz, dessen einer Teilast das horizontale Geflecht bildet, der andre ins Gehirn verläuft. Eine Einschränkung der großen Zellen bloß auf diesen einen Typus scheint mir jedoch etwas hypothetisch; es ist möglich, daß auch Zellen ohne T-förmigen Fortsatz vorhanden sind, obgleich ich sie nicht gesehen habe; doch haben negative Beweise bei Anwendung spezieller neurologischer Methoden keine beweisende Kraft. Wie jedoch in der vorher gegebenen Schilderung der Beobachtung, so nehme ich auch in den folgenden allgemeinen Betrachtungen an, daß derartige große Zellen nicht vorhanden sind. Eine gleiche Annahme, desgleichen auf negativen Resultaten begründet, ist auch diejenige, daß einige dicke Fasern, die horizontale Geflechte bilden, dem Gehirn entstammen können. Diese sind dann die einzigen Fasern, die aus dem Gehirn in die optischen Ganglien eintreten.

Am einfachsten gebaut ist das erste Ganglion, in dessen Marksubstanz nur drei Schichten unterschieden werden können: Eine äußere Pallissadenschicht, in der die Fortsätze der Retinazellen endigen (Taf. I, *re*) und die Endverzweigungen (*ev*, *eb*) der rückläufi-

gen (*lz*) und durchziehenden (*ufz*) Fortsätze von Zellen des zweiten Ganglions liegen. Die mittlere Schicht enthält nur durchziehende Fortsätze von Zellen des ersten Ganglions (*fz*) und das innere, dicke, horizontale Geflecht (*up*); zu diesen Elementen gesellen sich augenscheinlich noch diffuse Verzweigungen von Lokalzellen (*lz*, *ilz*).

Das zweite Ganglion hat bereits einen sehr komplizierten Bau. Außer einer äußeren Körnerschicht ist hier noch eine innere Körnerschicht gut entwickelt und noch eine Eckanhäufung von Zellen vorhanden. Zellen mit durchziehendem Fortsatz sind sowohl in der äußeren (Taf. I, Fz, Fz^1), als auch in der inneren Schicht (*ufs*) vorhanden. Desgleichen sind auch Zellen mit rückläufigen Fortsätzen in ihm sowohl äußere (*lz*) als auch innere (Rz, Rz^1) enthalten, die letzteren in zwei Typen. In der äußeren Schicht liegt außerdem eine Reihe von Lokalzellen (Lz^1, Lz^2, ^{3}, Lz^3, Lz'').

Einige dieser Zellen bilden eine diffuse Verzweigung (Fz, Fz^1, Lz^1, $Lz^{2\ 3}$, Lz^3, Rz^1); die Verzweigungen anderer erfolgen in bestimmten Etagen (Lz'', Rz, *ufz*). Im zweiten Ganglion sind ferner reich vertreten Zellen der horizontalen Geflechte, kleine, einfache (*Lzp*) Commissurzellen (*czt*) und große Zellen (*Cz*). Aus dem ersten Ganglion treten ins zweite durchziehende Fasern, nach ihrer Kreuzung im äußeren Chiasma ein und endigen hier (*e*). Die Marksubstanz hat einen äußerst komplizierten geschichteten Bau; in ihr können 18 Schichten gezählt werden, wobei ein Teil derselben von Verzweigungen senkrechter Fasern gebildet wird, ein anderer von horizontalen Geflechten (p^1—p^4; P^1—P^4).

Das innere Chiasma stellt ein recht kompliziertes Gebilde vor, welches durchziehende Fortsätze äußerer Zellen und rückläufige Fortsätze innerer Zellen des zweiten Ganglions enthält. Eine Kreuzung habe ich mit unzweifelhafter Sicherheit nur für durchziehende Fasern feststellen können. Das dritte Ganglion ist ärmer an Zelltypen; seine Marksubstanz ist jedoch ebenso kompliziert, wenn nicht noch komplizierter als diejenige des zweiten Ganglions gebaut.

In der äußeren Körnerschicht derselben sind nur Lokalzellen von zweierlei Typus vorhanden. (LZ, LZ^1). Die einen haben einen diffusen Charakter (LZ_1), die Verzweigungen des Fortsatzes der anderen sind in einer bestimmten Etage lokalisiert (LZ^1). In der inneren Körnerschicht sind nur Zellen mit rückläufigen T-förmigen Fortsätzen vorhanden (*RZ*) und zwar von viererlei Typus (*Rze'*—*Rze''''*), wobei einer derselben eine lokalisierte Verzweigung, die übrigen diffuse haben. Die rückläufigen Fortsätze dieser Zellen verlaufen ins Gehirn.

An das dritte Ganglion schließen sich auch große Zellen an (*CZa*—*CZd*) mit T-förmigem Fortsatze, die in ihm horizontale Geflechte bilden. Aus dem zweiten Ganglion treten in das dritte ein und endigen in ihm durchziehende Fasern äußerer (*Fz*) und rückläufige Fortsätze innerer (*Rz*, *Rz*[1]) Zellen des zweiten Ganglions.

Die Marksubstanz des dritten Ganglions hat einen ungemein komplizierten Bau; sie wird aus vier Markmassen zusammengesetzt. Drei derselben sind über einander gelagert (*abc*), die vierte liegt ihnen seitwärts an (*d*). In den drei ersten Massen ist die Schichtung gut ausgebildet; in ihnen können 21 Schichten aufgezählt werden.

Bei den histologischen Untersuchungen des Nervensystems wird gewöhnlich das Hauptaugenmerk sozusagen auf die physiologische Seite der Frage gerichtet, d. h. auf die Leitungsbahnen, auf den wechselseitigen Zusammenhang u. dgl. Eine derartige Untersuchungsrichtung ist natürlich äußerst wichtig und erweist der Physiologie des Nervensystems sehr große Dienste. Die Histologie hat jedoch mit Beziehungen zu tun, die für den Physiologen nicht von Wichtigkeit sind, da sie jenseits der Genauigkeitsgrenze seiner Methoden liegen. Diesen Beziehungen muß vor allem die Struktur der optischen Ganglien zugezählt werden. Ich kann mir garnicht vorstellen, wie die Physiologie die Beziehungen entwirren kann, die in der Marksubstanz der optischen Centren vorliegen, diese Endverzweigungen von Geflechten, die die Histologie so zweifellos deutlich offenbart und von denen jede ihren bestimmten, morphologischen Charakter hat. In meiner vorhergehenden Darstellung habe ich daher einen rein morphologischen Gesichtspunkt durchgeführt, welcher in der letzten Zeit auch von Radl hervorgehoben wird. Wie weit ein derartiger Gesichtspunkt für die histologische Untersuchung der Nervencentren anwendbar ist, will ich mich bemühen, bei dem Vergleich der optischen Centra der Insekten mit denjenigen andrer Tiere klarzustellen, jetzt halte ich es jedoch für notwendig, die von mir erhobenen Befunde desgleichen vom Gesichtspunkt der Leitung von optischen Reizen zu betrachten. Ein Blick auf mein Schema zeigt bereits zwei Bahnen, auf denen diese Reize verlaufen können. Die eine Bahn verläuft durch sämtliche Ganglien, die andre nur durch einen Teil derselben. In der Hauptbahn ist folgendes hervorzuheben: Die Erregung wird von der Retinazelle (*re*) dem durchziehenden Fortsatz einer äußeren Zelle des ersten Ganglions übergeben (*fz*); dieser ist mit dem durchziehenden Fortsatz einer äußeren Zelle des zweiten Ganglions (*Fz*) verbunden, weiter wird die Erregung dem

Fortsatze einer inneren Zelle des dritten Ganglions übermittelt (*RZ*) und ins Gehirn geleitet.

Die zweite Bahn fällt bis zum dritten Ganglion mit dem ersten zusammen, aus dem dritten Ganglion kann jedoch die Erregung auch von den dicken Fasern (*CZa—CZd*) weitergeleitet werden. Beide Bahnen schließen in sich zwei volle und entgegengesetzte Kreuzungen in dem äußeren und dem inneren Chiasma ein.

Die übrigen Bahnen sind unvollständig; jedes Ganglion ist durch seine dicken horizontalen Geflechte direkt mit dem Gehirn verbunden. Hierbei ist nicht nur das Ganglion in toto, sondern sogar einzelne Schichten seiner Marksubstanz, wie es ausgezeichnet an dem zweiten und dritten Ganglion sichtbar ist, mit dem Gehirn verbunden (P^1—P^4, *Cz*, *CZa—CZd*).

Die physiologische Bedeutung des Baues der Markmassen, eines ungemein komplizierten Baues, ist vollkommen unklar. Jedenfalls ist dieser komplizierte Bau ein durchaus gesetzmäßiger bei fast allen Tieren, wie es Radl gezeigt hat und wie es sich aus meiner weiteren Darstellung, glaube ich, klarstellen wird, was zweifellos wenigstens für einige derselben auch auf ihre komplizierte physiologische Bedeutung hinweist. Offenbar erfolgt in jedem Ganglion eine sehr komplizierte Umarbeitung der optischen Erregungen, wobei diese Umarbeitung durchaus in der Marksubstanz erfolgen muß; in dieser Hinsicht kann ich Radl nur vollkommen beistimmen.

Es sei hier noch bemerkt, daß die von mir als auch von andern Forschern (Kenyon, R. Cajal, Radl) erhobenen Befunde vollkommen mit der Mosaiktheorie des Sehaktes übereinstimmen und dieselbe somit bestätigen. Sie ist übrigens auch ohne dem bereits glänzend von Exner (1891) bewiesen und nur die Verteidigung Vigiers (1907) der alten Multiplicitätstheorie veranlaßt mich, diese Zeilen zu schreiben. In der vorhergehenden Schilderung lasse ich den feinsten Zusammenhang der einzelnen Elemente mit einander aus dem Grunde vollkommen unberührt, da die von mir angewandten Untersuchungsmethoden in dieser Hinsicht keine bestimmten Resultate geben können. Ich bin der Ansicht, daß die Frage nach den Kontakt- oder Kontinuitätsbeziehungen zur Zeit an Schärfe eingebüßt hat; es ist auch kaum anzunehmen, daß bei dem jetzigen Stande der neurologischen Technik dieselbe vollkommen befriedigend gelöst werden kann. Mir scheint es am richtigsten zu sein, anzunehmen, daß an den Nervenelementen beiderlei Beziehungen vorhanden sein können.

Nur in einem Falle habe ich gleichsam einen Übergang der Seiten-

verzweigungen eines durchziehenden Fortsatzes einer Zelle des ersten Ganglions in einer gleichen Verzweigung einer andern Zelle gesehen. Im gegebenen Falle kann eine derartige Verbindung zugegeben werden, um so mehr, als derartige Beziehungen zwischen gleichnamigen Zellen zweifellos von Herrn Prof. Dr. A. S. DOGIEL (1893) in der Retina von Wirbeltieren festgestellt worden sind.

Für einen Vergleich in toto meiner Befunde an *Aeschna*-Larven mit den Befunden andrer Forscher können nur die mit speziellen Methoden ausgeführten Arbeiten herangezogen werden. Zu derartigen Arbeiten gehören die Untersuchungen von KENYON (1897), B. HALLER (1904), VIGIER (1908), R. CAJAL (1909) und JONESCU (1909).

In der Literaturübersicht habe ich bereits darauf hingewiesen, daß die Arbeit von B. HALLER eine vollkommene Sonderstellung unter den Untersuchungen über die optischen Ganglien der Insekten einnimmt. Das von diesem Forscher gegebene Schema vom Baue dieser unterscheidet sich dermaßen von allen übrigen Untersuchungen, daß es nur möglich ist, anzunehmen, daß B. HALLER sich in seinen Präparaten nicht recht klar geworden ist. Ungeachtet dessen, daß die Arbeit von B. HALLER die optischen Ganglien von Wasserjungfern zum Gegenstand hat, kann ich in derselben keinen einzigen mit dem meinigen übereinstimmenden Befund finden und kann daher seine Befunde durchaus nicht mit den meinigen vergleichen.

Die Arbeit von JONESCU (1909) ist hauptsächlich der vergleichenden Anatomie des Gehirns, verschiedener Vertreter einer Bienenkolonie gewidmet und berührt nur die optischen Ganglien. Das von ihm beigelegte Schema und die sich auf dieselbe beziehende Beschreibung zeigt, daß es diesem Forscher, ungeachtet dessen, daß er spezielle Methoden angewandt hat, nicht gelungen ist, viele Beziehungen bis zum Schluß zu verfolgen; in dieser Hinsicht ist die dasselbe Objekt behandelnde Arbeit von KENYON (1897) viel reicher an Befunden. Die kleine Bemerkung von VIGIER (1908) berührt nur ein Detail des Baues des ersten Ganglions, und zwar die Beziehungen der Retinafasern zu den durchziehenden Fortsätzen, die keinen Widerspruch hervorrufen. Es bleibt somit für mich nur übrig meine Befunde mit denjenigen von KENYON (1897) und R. CAJAL (1909), der die Ganglien von *Musca vomitoria* untersucht hat, zu vergleichen. Anatomisch sind die Sehlappen der Wasserjungfern ähnlich denjenigen der Biene gebaut und weisen einen wesentlichen Unterschied von den Sehlappen der Fliege auf.

Bei der Biene ist die gegenseitige Lage der Ganglien ungefähr dieselbe wie bei der *Aeschna*-Larve, es sind desgleichen zwei Chiasmata vorhanden usw.

Die Befunde von KENYON haben vieles mit den meinigen gemein, besonders hinsichtlich des Baues der ersten zwei Ganglien. Ich habe jedoch viel mehr Elemente gefunden als KENYON in seinem Schema abbildet.

In dem ersten Ganglion hat dieser Forscher weder Lokalzellen, noch das untere Geflecht, noch die baumförmigen Verzweigungen der eintretenden Fasern gesehen. Im zweiten Ganglion fehlen bei ihm die Lokalzellen mit rückläufigem Fortsatze, die kleinen Zellen der horizontalen Geflechte und die Commissurenzellen. Das dritte Ganglion unterscheidet sich bereits wesentlich. Nach KENYON wird dasselbe mit dem Gehirn durch durchziehende Fasern äußerer Zellen verbunden, des einzigen Typus (außer den großen Zellen der horizontalen Geflechte), den KENYON gesehen hat und die ich bei der *Aeschna*-Larve nicht gesehen habe. KENYON beschreibt jedoch weder Lokalzellen, noch rückläufige Zellen, diesen letzteren entsprechen jedoch vollkommen seine durchziehenden. Unsre Befunde stimmen somit im Wesentlichen überein. Ein derartiger Schluß kann jedoch nicht aus dem Vergleich der Sehlappen der *Aeschna*-Larve mit denjenigen der Fliege nach den Befunden R. CAJALS gemacht werden.

Die Sehlappen der Diptera sind freilich anders gebaut als bei den Wasserjungfern und der Biene; der Unterschied im Bau geht so weit, daß die Fliege z. B. kein inneres Chiasma hat und das dritte Ganglion hinsichtlich des zweiten ganz anders gelagert ist. Vieles kann somit durch diese Unterschiede erklärt werden; meine Befunde stimmen jedoch mit denjenigen von R. CAJAL, bereits angefangen vom ersten Ganglion an, nicht überein.

R. CAJAL beschreibt besondre »fibras opticas largas«, die durch das erste Ganglion hindurch ziehen, die seiner Arbeit nach Fortsetzungen der Rhabdome darstellen[1]; dafür hat er jedoch weder horizontale Geflechte, noch untere Lokalzellen gesehen. Mit Ausnahme dieser Befunde ist das erste Ganglion im allgemeinen ähnlich dem von *Aeschna*-Larven gebaut. Im zweiten Ganglion ist bereits eine Reihe sehr wesentlicher Unterschiede vorhanden. So beschreibt R. CAJAL keine Zellen mit durchziehenden Fortsätzen, keine einzige Zelle der inneren Körnerschicht, und von den horizontalen Zellen nur die großen, deren Fort-

[1] Darüber s. oben bei der Beschreibung des zweiten Ganglions.

satz sich nicht T-förmig teilt, sondern vollkommen in der Marksubstanz des zweiten Ganglions conzentriert ist. Vermittelst keines seiner Elemente ist somit das zweite Ganglion mit dem dritten verbunden. Eine Verbindung ist nur mit dem Gehirn vermittelst centrifugaler Fasern unbekannter Herkunft vorhanden. Ungeachtet derartiger grundlegender Unterschiede ist dennoch in dem allgemeinen Bilde der Lagerung der Elemente, im Charakter ihrer Verzweigungen nichts gemein mit der *Aeschna*-Larve; beim Vergleich meiner sich auf das zweite Ganglion beziehenden Figuren mit denjenigen R. Cajals bieten sie auf den ersten Anblick so viel gemeinsames, daß ein dermaßen großer Unterschied in unseren Befunden vollkommen unmöglich erscheint.

Ich kann natürlich die Befunde R. Cajals keiner Kritik unterziehen, ohne eigne Untersuchungen der Fliege angestellt zu haben; dennoch macht es auf mich den Eindruck, daß dieser Forscher im zweiten Ganglion die Zellen mit den durchziehenden Fortsätzen übersehen hat. Würden sie bei der Fliege gefunden werden können, dann würde ein großer Teil unserer Widersprüche ausgeglichen werden; außerdem wäre auch die Rolle des dritten Ganglions bei der Fliege, das R. Cajal nicht hat aufklären können, klarer. Nach den Befunden von R. Cajal liegt dieses Ganglion gesondert und ist mit den andern optischen Ganglien nicht verbunden. Mit den andern Insekten (der Biene und der *Aeschna*-Larve) hat es nur die horizontalen Geflechte gemein, die nach R. Cajal aus dem Gehirn stammen.

Detaillierter sind die Unterschiede meiner Befunde mit denjenigen von R. Cajal oben bei der speziellen Beschreibung besprochen. Ich bin dennoch der Ansicht, daß in dem Bau der optischen Ganglien der Fliege und der *Aeschna*-Larve ein derartiger Unterschied wie er zur Zeit beim Vergleich meiner Arbeit mit derjenigen R. Cajals erscheint, nicht möglich ist und daß weitere Untersuchungen feststellen werden, worin hier der Fehler liegt.

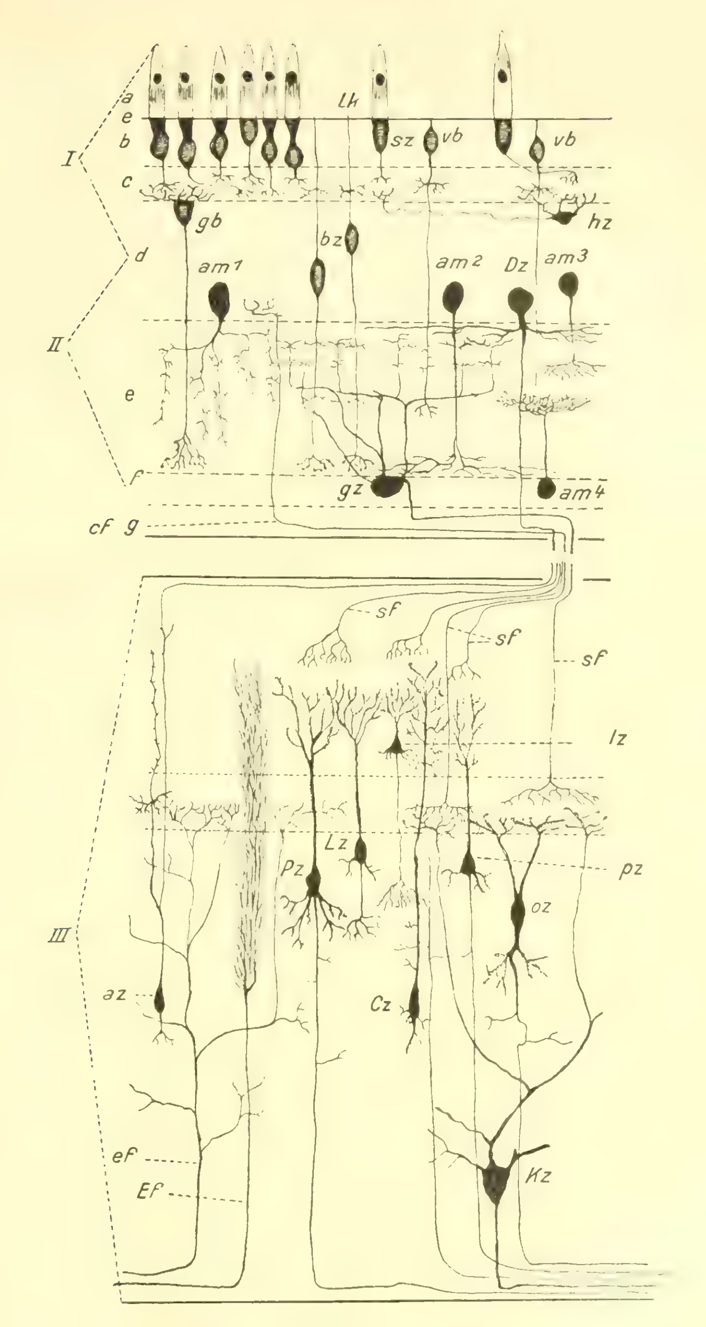
Von andren Arthropoda haben wir nur die Befunde von Parker (1895) über den Bau der optischen Ganglien von *Astacus*, die er vermittelst der Methylenblaumethode erhoben hat. Die Sehlappen bestehen aus vier Markmassen (vier Ganglien), zwischen denen unipolare Zellen mit T-förmig verzweigtem Fortsatze angeordnet sind. Ein Teilast dieses verläuft in ein Ganglion, das andere in ein benachbartes, womit eine Verbindung zwischen allen Ganglien, dem letzten mit dem Gehirn und dem ersten und den Retinafasern hergestellt wird. Die Verhältnisse sind somit nach Parker sehr einfache; irgendwelche andre Elemente beschreibt er nicht.

Aus dem Vergleich seiner Befunde mit denjenigen von BETHE über das Gehirn von *Carcinus moenas*, wobei BETHE ausführlich die in das Gehirn eintretenden Sehnerven beschreibt, geht bereits hervor, daß die Verhältnisse auch hier nicht so einfach sind; ein gleicher Schluß kann auch aus dem Vergleich des Baues der optischen Ganglien der Insekten mit den Befunden PARKERS gemacht werden. Letztere benötigen somit einer beträchtlichen Erweiterung und erst dann wird es möglich sein, die optischen Centra der Crustaceen mit denjenigen der Insekten zu vergleichen.

Vergleich der optischen Ganglien der Insekten mit den optischen Centren der Wirbeltiere und der Cephalopoden.

Der gleiche allgemeine Bau sowohl der Sehcentren als auch der Augen hat bereits seit langem die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt; im vorigen Jahre hat RADL (1912) in seinem Buche diese Allgemeinheit des Baues durch gewichtige Befunde begründet. Wie ich bereits mehrfach erwähnt habe, so sind diese Verallgemeinerungen auf Grund gewöhnlicher Schnitte gemacht und haben daher (ungeachtet dessen, daß RADL die histologische Struktur berührt) einen mehr anatomischen Charakter. RADL ist sogar der Meinung, daß die gebräuchlichen neurologischen Methoden nicht genügendes Material für derartige Verallgemeinerungen geben, da bei ihrer Anwendung eine Reihe, nach ihm, äußerst wichtiger Strukturen (z. B. Schichtung, Kaskaden) verdeckt werden. Würden wir tatsächlich die Sehcentra von Tieren aus verschiedenen Typen des Tierreichs, nur in Berücksichtigung der sie zusammensetzenden Elemente allein vergleichen, so hätten wir nur ein sehr unbedeutendes Material zur Verfügung. Auf diese Weise sind nur die optischen Centra der Cephalopoden, Arthropoden und natürlich der Wirbeltiere untersucht.

Ungeachtet dessen haben die Forscher, welche die histologische Struktur dieser Centra bei Wirbellosen studiert haben (LENHOSSEK [1897], R. CAJAL [1909]) bereits ihre Aufmerksamkeit sogar auf die Ähnlichkeit des Baues einzelner Elemente gerichtet und haben verschiedene Analogien zwischen ihnen in verschiedenen Typen des Tierreichs durchgeführt. Sowohl LENHOSSEK als auch R. CAJAL verfügten jedoch nur über ein unbedeutendes Material. Dieses glaube ich nun einigermaßen vervollständigt zu haben; die in dieser Hinsicht neuen Befunde, welche mir gelungen sind an *Aeschna*-Larven zu erheben, gestatten es mir, die erwähnte Analogie von einem etwas an-



Textfig. 18.

Schematische Abbildung der Retina und der Lobi optici von Vögeln nach R. CAJAL (Textura del systema nerviosa 1904). *I, II*, Retina; *a*, Kolben und Zapfenschicht; *l*, Limitans externa; *b*, äußere Körnerschicht; *c*, äußere reticuläre Schicht; *d*, innere Körnerschicht; *e*, innere reticuläre Schicht; *f*, Ganglienzellschicht; *g*, Faserschicht; *Sz*, Sehzelle; *lk*, LANDOLTscher Kolben; *vb*, deplazierte bipolare Zelle; *bz*, bipolare Zellen; *hz*, horizontale (sternförmige) Zelle; *am*[1], *am*[2], *am*[3], amakrine Zellen; *am*[4], deplacierte amakrine Zelle; *Dz*, DOGIELsche Zelle; *gz*, mehrschichtige Ganglienzelle; *cf*, centrifugale Faser; *III*, Lobus opticus; *sf*, Sehfasern; *cz*, Zelle mit austretendem Axon; *Pz*, *pz*, Pyramidenzellen mit langen, absteigenden Axonen; *oz*, ovale Zellen mit langen Axonen; *Cz*, Cellula de cajado; *lz*, *Lz*, Zellen mit kurzen Axonen; *Kz*, Riesenzellen; *ef*, *Ef*, eintretende Fasern.

dern Gesichtspunkte aus zu betrachten, was ich auch im folgenden auszuführen versuchen will.

Meinen Vergleich beginne ich mit den Wirbeltieren, als der am besten studierten Gruppe. Hier sind wie bekannt, die Sehcentra zwischen dem Auge und dem Gehirn verteilt. Der aus der Retina des Auges austretende Sehnerv verläuft ins Gehirn, wo seine Fasern hauptsächlich zwischen dem Corpus geniculatum externum, dem Pulvinar und dem vorderen Hügel der Corpora quadrigemina verteilt werden, diese sind dann weiter mit der Rinde des Occipitallappens verbunden. Den Sehlappen der Insekten entsprechen sämtliche aufgezählten Centren, natürlich mit Ausnahme der psychooptischen Centren des Occipitallappens. R. Cajal (1899) hauptsächlich jedoch Radl (1902, 1912) haben hier folgende Analogie festgestellt: Die Retina der Wirbeltiere entspricht den ersten zwei optischen Ganglien der Insekten, wobei die äußere Reticularschicht der Marksubstanz des ersten Ganglions, die innere der Marksubstanz des zweiten Ganglions entspricht, das Corpus geniculatum externum, das Pulvinar und der vordere Hügel der Corpora quadrigeminalis dem dritten. R. Cajal stellt auch weiter eine Analogie der Nervenelemente der ersten zwei Ganglien der Fliege und der Retina der Wirbeltiere auf. Mir scheint es jedoch, daß die von mir erhobenen Befunde bei *Aeschna*-Larven eine Änderung dieser Analogie veranlassen, sowie dieselbe auch auf das dritte Ganglion der Insekten und die Gehirncentra der Wirbeltiere ausdehnen lassen.

Auf der Textfig. 18 habe ich zwei mit einander vereinigte Schemata aus der »Textura del systema nerviosa« von R. Cajal abgebildet. Das eine Schema (I, II) stellt die Retina dar, das andere (III) den Lobus opticus von Vögeln, bei denen dieser am besten untersucht ist. Die römischen Zahlen bezeichnen das erste, zweite und dritte Ganglion entsprechend den optischen Ganglien der Insekten. Wird nun dieses Schema mit dem auf Taf. I abgebildeten Schema der optischen Ganglien von *Aeschna*-Larven[1] verglichen, so wird folgendes Bild erhalten.

Für Elemente des ersten Ganglions müssen diejenigen gehalten werden, die der äußeren reticulären Schicht anliegen und mit ihren Verzweigungen dieselbe bilden[1]. Dieses sind: die Sehzellen (*sz*), die bipolaren Zellen (*bz*) und die sternförmigen oder horizontalen Zellen (*hz*). Hinsichtlich der Analogie der Fortsätze der Sehzellen mit den

[1] Auf diesem Schema sind die Elemente des ersten Ganglions mit blauer Farbe, diejenigen des zweiten mit roter, des dritten mit grüner Farbe bezeichnet. Nur auf Grund ihrer anatomischen Lage in bezug auf die Marksubstanz sind hierbei die Zellen einem der Ganglien zuerteilt worden. Nur mit diesem Rückhalte kann somit diese Verteilung der Zellen auf die Ganglien angenommen werden.

Retinafasern (*re*, Taf. I) kann kein Zweifel vorliegen. Ebenso unzweifelhaft ist die Analogie der bipolaren Zellen mit den äußeren Zellen mit durchziehendem Fortsatze des ersten Ganglions (*fz*, Taf. I), um so mehr, als in der Retina wir sogenannte deplazierte bipolare Zellen (*vb*) haben, deren Körper in der äußeren Körnerschicht liegt und welche sogar ihrer Form nach (wenn nur der kurze Fortsatz mit dem LANDOLTschen Kolben unberücksichtigt gelassen wird) den äußeren Zellen mit durchziehendem Fortsatze des ersten Ganglions entsprechen. Die Lokalzellen (*lz*, *ilz*, Taf. I) entsprechen ferner vollkommen, wenn auch nicht ihrer Form nach, so ihren Beziehungen zu andern Elementen nach, vollkommen den sternförmigen Zellen, die desgleichen Lokalzellen der äußeren reticulären Schicht sind. A. S. DOGIEL hat unter den sternförmigen Zellen solche mit langem, in den Sehnerv eintretenden centralem Fortsatze beschrieben; diese Zellen würden bis zu einem gewissen Grade dem unteren Geflecht des ersten Ganglions analog sein (*up*, Taf. I). In einer persönlichen Aussprache mit Herrn Prof. Dr. A. S. DOGIEL ergab es sich jedoch, daß er auf Grund einiger seiner unveröffentlichten Beobachtungen annimmt, daß der lange Fortsatz dieser Zellen, wie derjenige aller übrigen sternförmigen Zellen in der äußeren reticulären Schicht endigt.

Von den in das erste Ganglion der *Aeschna*-Larven aus dem zweiten Ganglion eintretenden rückläufigen (*lZ*) und durchziehenden (*ufz*) Fortsätze von Zellen des zweiten Ganglions können die ersteren als deplazierte innere Lokalzellen des ersten Ganglions angesehen werden; eine deutliche Analogie läßt sich jedoch für die zweiten nicht feststellen. — Es mag nur daran erinnert werden, daß neben der äußeren reticulären Schicht bei Wirbeltieren Verzweigungen centripetaler Fasern beschrieben worden sind. Hinsichtlich des ersten optischen Ganglions ist R. CAJAL ungefähr zu denselben Schlüssen gelangt.

Als Elemente des zweiten Ganglions der Wirbeltiere (der inneren reticulären Schicht) müssen die amakrinen Zellen (am^1—am^3) und die Ganglienzellen (*gz*, *Dz*) gerechnet werden. Von beiden sind mehrere Typen vorhanden. Sowohl die Ganglienzellen als auch die amakrinen Zellen können außerdem deplaziert sein: die ersten in die innere Körnerschicht (DOGIELsche Zellen, *Dz*), die anderen in die Ganglienzellenschicht (am^4). In der inneren reticulären Schicht wurden auch centrifugale Fasern (*cf*) angetroffen.

Den Beziehungen zu anderen Elementen nach (besonders in Berücksichtigung der DOGIELschen Zellen) entsprechen den Ganglienzellen vollkommen die äußeren Zellen mit durchziehendem Fortsatze

(*Fz*, *Fz*¹, Taf. I) des zweiten Ganglions. Den amakrinen Zellen sind natürlich die Lokalzellen analog (*Lz*¹, *Lz*³, *Lz*² ³), von denen auch bei *Aeschna*-Larven, wie wir gesehen, mehrere Typen vorhanden sind.

Da R. Cajal die Zellen mit durchziehendem Fortsatze im zweiten Ganglion der Fliege nicht gesehen hat, so homologisiert er mit den Ganglienzellen der Wirbeltiere die großen Zellen der horizontalen Geflechte, die zudem einen aus dem Bereich des zweiten Ganglions nicht austretenden Fortsatz besitzen, und daher mit ihren Beziehungen durchaus nicht an die Ganglionzellen der Wirbeltiere erinnern.

Das dritte Ganglion der Insekten ist komplizierter gebaut als die beiden anderen; bei den Wirbeltieren entsprechen demselben mindestens drei Ganglienmassen[1]. Die Analogie stößt hier somit auf neue Schwierigkeiten. Da jedoch alle drei Centren der Wirbeltiere ungefähr die gleichen Beziehungen aufweisen, die komplizierter und folglich auch mehr differenziert im vorderen Hügel der Corpora quadrigemina sind, so kann sich ein Vergleich bloß auf diesen beschränken.

Die zahlreichen, in seinen Bestand eingehenden Elemente können in fünf Gruppen eingeteilt werden (Textfig. 18). Die eine Gruppe bilden die aus dem Sehnerv eintretenden Elemente (*sf*), die zweite die aus anderen Gehirnabschnitten eintretenden Fasern (*ef*, *EF*), die dritte Zellen, deren Axone in den Sehnerv eintreten (*az*), die vierte Zellen, deren Fortsätze nicht aus dem Bereich des vorderen Vierhügels (*lz*, *Lz*) austreten und schließlich die fünfte, Zellen mit Fortsätzen, die in andere Gehirnabschnitte übergehen (*pz*, *Pz*, *Cz*, *oz*, *Rz*).

Den aus dem Sehnerv eintretenden Fasern entsprechen (*rf*) vollkommen die Enden der durchziehenden Fortsätze äußerer Zellen des zweiten Ganglions (*Fz*, *Fz*¹, Taf. I). Die Lokalzellen (*LZ*, *LZ*¹, Taf. I) des dritten Ganglions kommen ihren Beziehungen nach durchaus gleich den Zellen mit kurzen Fortsätzen (*lz*, *Lz*, Textfig. 18). Was nun die Zellen anbetrifft mit dem in den Sehnerv eintretenden und wie angenommen wird, in der Retina eine centrifugale Faser darstellenden Fortsatze, so ist hier folgende Analogie möglich.

Wie ich bereits oben erwähnt habe, so habe ich die Zellen in den optischen Ganglien der *Aeschna*-Larven ihrer anatomischen Lage nach auf das eine oder das andere Ganglion bezogen. In diesem Falle sind jedoch hinsichtlich einiger Zellen Zweifel möglich. Für einen derartigen zweifelhaften Fall müssen nun auch die inneren Zellen des zweiten Ganglions mit T-förmigem Fortsatze (*Rz'*) gerechnet werden. Der Kör-

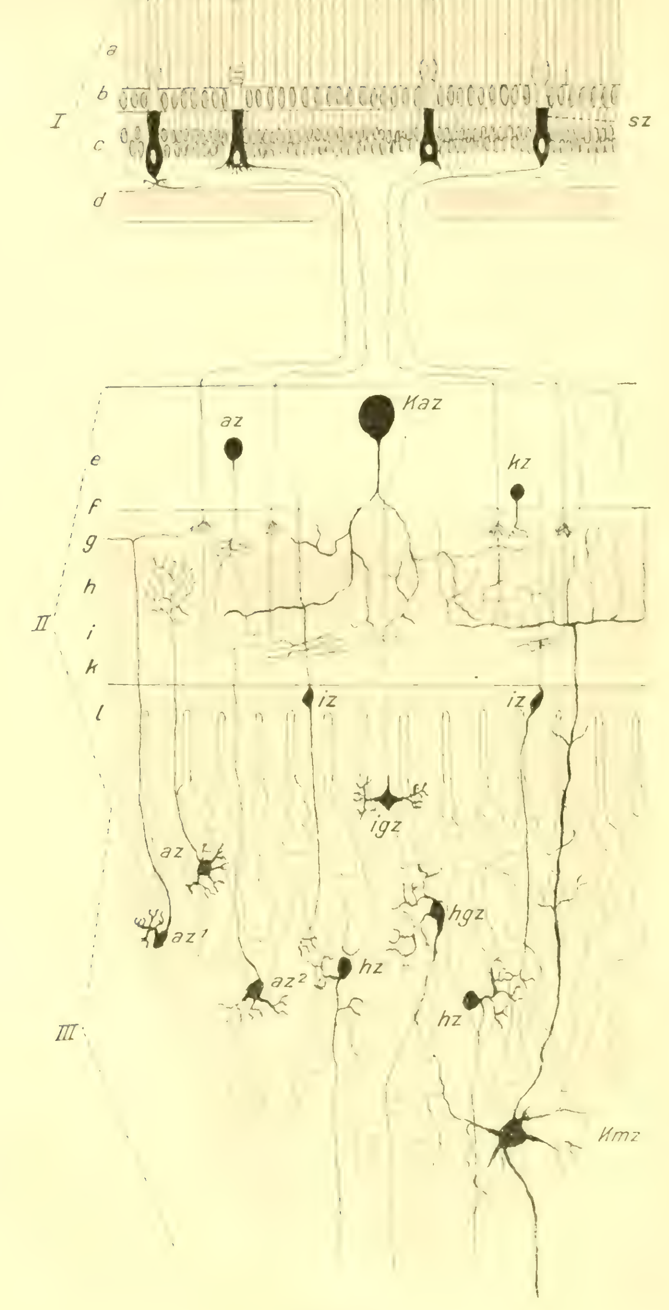
[1] Corpus geniculatum externum, Pulvinar, Corpus bigeminum anterius.

per dieser Zellen liegt in einer ungefähr gleichen Entfernung vom zweiten und dritten Ganglion, während der Fortsatz in beide verläuft.

Eine derartige Zelle kann somit mit demselben Recht dem dritten als auch dem zweiten Ganglion zugerechnet werden, besonders in Berücksichtigung der zahlreichen Deplazierungen, die in den optischen Zellen vorkommen. Wird diese Zelle dem dritten Ganglion zugezählt, so wird sie mit ihren Beziehungen ungefähr einer Zelle mit aufsteigendem Fortsatze des vorderen Hügels der Corpora quadrigemina entsprechen (*az*, Fig. 18). Viel auffallender ist jedoch die Analogie, die zwischen den Zellen des Hügels mit langen Nervenfortsätzen (*pz*, *Pz*, *oz*, *Cz*) und den inneren Zellen des dritten Ganglions der *Aeschna*-Larve durchgeführt werden kann (*RZ*, Taf. I). Ihre Beziehungen zu anderen Elementen sind vollkommen analog, beide verbinden das dritte Ganglion mit dem Gehirn und hierbei verschiedene Schichten desselben. Sowohl in dem Vierhügel als auch im dritten Ganglion der Insekten sind derlei Zellen in mehreren Typen vorhanden; die Verzweigungen der Fortsätze jedes dieser verteilen sich auf bestimmte Schichten. Die großen Zellen der inneren Schichten des Vierhügels (*Kz*) können, wenn auch gezwungen, hauptsächlich weil die Endstelle ihrer Fortsätze unbekannt ist, mit den großen Zellen der horizontalen Geflechte verglichen werden (*CZa*—*CZe*, Taf. I).

Zwischen dem Bau der optischen Ganglien der Insekten und der Wirbeltiere besteht somit eine bemerkenswerte Analogie. Dieselbe tritt besonders deutlich hervor, wenn die Nebenelemente unberücksichtigt gelassen wesden und nur die Hauptkette im Auge behalten wird: bei den Wirbeltieren setzt sie sich zusammen aus: den Sehzellen (*sz*), den bipolaren Zellen (*bz*), den Ganglienzellen (*Gz*) und den Zellen mit langen Nervenfortsätzen des vorderen Hügels (*Pz*, *pz*, *Cz*, *oz*); bei den Insekten aus den Retinalzellen, den äußeren Zellen des ersten Ganglions mit durchziehendem Fortsatze (*fz*, Taf. I), den gleichen Zellen des II. Ganglions (*Fz*) und den inneren Zellen des dritten Ganglions (*RZ*). Weniger Ähnlichkeit und Konstanz offenbaren die lokalen Elemente, sowohl bei den Wirbeltieren als auch bei den Insekten; Elemente, die nur Tieren mit Facettenaugen zukommen sind schließlich die ungewöhnlich entwickelten horizontalen Geflechte, deren Analoga vergeblich bei Wirbeltieren gesucht werden, es sei denn, daß die Riesenzellen des inneren Hügels (*Kz*) dieselben darstellen.

Ein derartig detaillierter Vergleich der Sehcentren der Insekten mit denjenigen der Cephalopoden läßt sich leider nicht durchführen,



Textfig. 19.

Schematische Darstellung der optischen Ganglien von *Eledone* (nach LENHOSSEK). *I*, Retina; *a*, Stäbchen; *b*, Stützzellen; *c*, Sehzellen; *d*, Knorpel; *Sz*, Sehzelle; *II*, zweites optisches Ganglion; *e*, äußere Körnerschicht; *f*, äußerer heller Saum; *g*, äußerer Plexus; *h*, mittlere Zone; *i*, innerer Plexus; *k*, innere hellere Zone; *l*, innere Körnerschicht. *III*. Marklager; *az*, größere, äußere Körnerzellen; *kz*, kleinere äußere Körnerzelle; *Kaz*, äußere Riesenzelle; *iz*, innere Körnerzelle; *igz*, innere größere Körnerzelle; *az*, az^1, az^2, Zellen mit aufsteigendem Fortsatze; *hz*, *hgz*, Zellen mit absteigendem Fortsatze; *Kmz*, Riesenmarkzelle.

da letztere weniger vollständig untersucht sind als die Sehcentren der Wirbeltiere und da sie weniger hoch differenziert sind als die Centren der Insekten und der Wirbeltiere.

Über den histologischen Bau dieser Organe sind nur zwei Arbeiten vorhanden: LENHOSSEK (1896) hat dieselben bei *Eledone* und KOPSCH bei *Sepia*, *Loligo* und *Eledone* untersucht. Die Resultate beider Forscher stimmen leider in vielem nicht überein; zum Vergleich habe ich das Schema von LENHOSSEK gewählt, weil es vollständiger ist; doch auch dieses bedarf meiner Ansicht nach zahlreicher Korrekturen.

Die optischen Nervenorgane der Cephalopoden bestehen aus der im Auge gelegenen Retina, die nach dem Typus des Wirbeltierauges gebaut ist, und den optischen Ganglien, in welche der Nerv aus der Retina eintritt. Dieses Ganglion hat einen sehr charakteristischen Bau. Seine periphere Zone zerfällt in Schichten, die eine undifferenzierte Marksubstanz umgeben. Die die periphere Zone zusammensetzenden Schichten sind folgende: die äußere Körnerschicht (Textfig. 19, *e*), die plexiforme Schicht (*f*, *g*, *h*, *i*, *b*), die ihrerseits in mehrere Reihen zerfällt, und die innere Körnerschicht (*l*). Bei den *Decapoda* ist außerdem noch eine Schicht (Palissadenschicht) vorhanden, die jedoch bereits der Marksubstanz zugerechnet werden muß. Letztere besteht aus einer Zell- und einer Fasersubstanz, die mit einander vermischt sind. Die Zellen sind hierbei in größerer Zahl in dem der inneren Körnerschicht anliegenden Teilen vorhanden, während die Fasersubstanz[1] nur kleine Inseln zwischen der Zellmasse bildet.

In den tiefen Schichten ist das Verhältnis ein umgekehrtes: hier wiegt die Fasersubstanz vor, während die Zellgruppen in dieselbe Form von Inseln eingestreut sind.

Die Retina der Cephalopoden ist nach den Beobachtungen von LENHOSSEK hinsichtlich ihrer Nervenelemente sehr einfach gebaut. In ihren Bestand gehen nur Sehzellen (*sz*) ein, deren distale Enden in Stäbchen (*a*) differenziert sind; zwischen den Sehzellen sind Stützzellen (*b*) angeordnet. Die Sehzellen haben eine recht mannigfaltige Form und können mehrere kurze Fortsätze haben; stets haben sie einen langen Fortsatz; die langen Fortsätze bilden den in das optische Ganglion eintretenden Nerv. Nach LENHOSSEK treten diese Fortsätze direkt in das Ganglion ein, nach KOPSCH jedoch kreuzen sie sich zunächst.

Die Retinafasern dringen in die plexiforme Schicht ein und endigen in ihr (nach KOPSCH kann ein Teil derselben auch in der Mark-

[1] Auf dem Schema (Textfig. 19) sind in der Marksubstanz (*III*) die aus Zellen bestehenden Teile dunkel gehalten, die Fasersubstanz hell gelassen.

substanz endigen). In der äußeren Körnerschicht sind drei Zelltypen vorhanden: kleine (*kz*), größere (*gz*) und Riesenzellen (*Kaz*); die Fortsätze aller treten nicht aus dem Bereich der plexiformen Schicht aus. In der inneren Körnerschicht liegen Zellen zweierlei Art: bi- oder unipolare (*ik*), die einen Ast oder Fortsatz in die plexiforme Schicht entsenden und den anderen in die Marksubstanz, und größere, mehr central gelegene, multipolare Zellen, deren langer Fortsatz desgleichen in die plexiforme Schicht verläuft, während einige kurze in Verzweigungen an der Zelle selber endigen (*igz*).

In dem Marklager sind zweierlei Art Zellen verstreut; die Form derselben kann eine sehr mannigfaltige sein: uni-, bi- und multipolar, wobei ein Fortsatz lang, die übrigen kurze Dendriten sind. Während bei den einen Zellen (*az*, az^1, az^2) der lange Fortsatz in die plexiforme Schicht verläuft, wo er auch endigt, tritt der lange Fortsatz der anderen (*hgz*, *hz*) in die Fasersubstanz des Marklagers ein und verläuft zum cerebralen Ganglion.

In den tiefsten Teilen des Marklagers beschreibt Lenhossek noch multipolare Riesenzellen mit zwei langen und mehreren kurzen Fortsätzen (*Kmz*). Der eine lange Fortsatz verläuft in die plexiforme Schicht und endigt in ihr, der andere zieht zum cerebralen Ganglion.

Kopsch hat tatsächlich *Decapoda*, bei denen das Marklager mehr differenziert ist, untersucht. Er beschreibt daselbst eine Reihe von Lokalzellen mit Fortsätzen, die nicht aus dem Bereich des Marklagers austreten; die interessantesten derselben sind die Palissadenzellen, welche die äußere Schicht des Marklagers bilden. Andererseits beschreibt jedoch Kopsch nicht eine Reihe von Zellen, die Lenhossek beschreibt. Um die Widersprüche beider Forscher auszugleichen, ist daher dringend eine neue Untersuchung erforderlich, welche diese Frage klären könnte.

Aus der kurzen Übersicht der Arbeiten von Lenhossek und Kopsch geht bereits hervor, daß eine irgendwie detaillierte Analogie im Bau der optischen Centren der Cephalopoden und der Insekten nicht durchführbar ist.

Lenhossek selber vergleicht das optische Ganglion von *Eledone* mit der Retina der Wirbeltiere folgendermaßen: Die Sehzellen entsprechen den Stäbchen und Zapfen; die größeren Zellen der äußeren Schicht (*gz*) den bipolaren. Die Riesenzellen derselben Schicht (*Kz*), den amakrinen und schließlich die Zellen der inneren Körnerschicht den Ganglienzellen. Dieses Schema nimmt in seiner Arbeit über die Fliege auch R. Cajal (1909) an.

Auch bei dieser Deutung der Struktur der optischen Ganglien der Cephalopoden wird natürlich eine große Ähnlichkeit ihres Baues mit demjenigen der Retina der Wirbeltiere erhalten. In diesem Falle stößt jedoch der Vergleich der optischen Centren der Cephalopoden mit denjenigen der Insekten auf größere Schwierigkeiten. Bei den letzteren sind sämtliche drei Ganglien scharf ausgebildet und von einander gesondert. Bei den Wirbeltieren entsprechen diesen, wie es RADL gezeigt hat und wie es aus dem oben mitgeteilten hervorgeht, desgleichen drei verschiedene Ganglien. Als Characteristicum der Ganglien wurde hierbei die Marksubstanz gewählt.

Nehmen wir die Deutung von LENHOSSEK an, so muß zugegeben werden, daß bei den Cephalopoden das erste und zweite Ganglion verschmolzen sind und daß ihnen die plexiforme Schicht entspricht. Die Verschmelzung ist hierbei dermaßen vollständig, daß keinerlei sichtbare Grenzen derselben nachgeblieben sind. Es läge hier eine Verschmelzung vor und nicht eine entgegengesetzte Erscheinung, daß nämlich diese zwei Ganglien noch nicht genügend ausdifferenziert sind. Im letzteren Falle könnte meiner Ansicht nach eine derartige komplizierte Differenzierung in der plexiformen Schicht nicht vorhanden sein.

Gegen die Möglichkeit einer Verschmelzung kann auch die Tatsache als Argument dienen, daß bei den Mollusken überhaupt das Nervensystem einen diffusen Charakter hat und die Nervenzellen in ihrer ganzen Ausdehnung verstreut sind.

Die einfachste Lösung der Frage, wem die plexiforme Schicht von LENHOSSEK entspricht, bloß dem zweiten optischen Ganglien oder dem verschmolzenen ersten und zweiten, ist der Bau der Retina.

Die Retina der Cephalopoden ist mehrfach untersucht worden (BABUCHIN [1864], HENSEN [1886], GRENACHER [1886], LENHOSSEK [1894]). Am meisten überzeugend ist infolge Anwendung spezieller Methoden die Arbeit von LENHOSSEK. Er nimmt an, daß in der Retina nur ein Nervenelement, die Sehzellen (*sz*) vorhanden sind; dieselbe ist somit einschichtig. LENHOSSEK bestätigt in dieser Hinsicht zum Teil die Beobachtungen von BABUCHIN und GRENACHER. HENSEN (1865) zählt in der Retina der Cephalopoden mehrere Schichten, augenscheinlich jedoch ohne hinreichenden Grund.

Alles spricht somit zu gunsten des Schemas von LENHOSSEK, wonach somit die plexiforme Schicht den ersten zwei Ganglien der Wirbeltiere und eo ipso denjenigen der Insekten entspricht.

Mir scheint es jedoch, daß eine Analogie zwischen dem Bau der

Sehcentren der Cephalopoden und der Wirbeltiere und Insekten noch auf andere Weise durchgeführt werden kann.

Dafür muß nur zugegeben werden, daß auch bei den Cephalopoden diese Centren desgleichen aus drei Ganglien zusammengesetzt werden und daß die plexiforme Schicht von LENHOSSEK bloß dem zweiten, das Marklager dem dritten entspricht.

Daraus ergibt sich dann die direkte Notwendigkeit, die Retina dem ersten Ganglion der Insekten gleichzusetzen, die Enden der Retinafasern, sowie die äußeren Zellen mit durchziehendem Fortsatze enthält, und den gleichen Bau auch bei den Wirbeltieren aufweist (Sehzellen und bipolare Zellen); es bleibt nichts andres übrig als anzunehmen, daß diesen zwei Elementen bei den Cephalopoden nur das eine — die Sehzellen entspricht (*sz*, Taf. 19).

Daß eine derartige Annahme, d. h. die Gleichstellung der Cephalopodenretina dem ersten Ganglion der Insekten und Wirbeltiere einige Berechtigung hat, ergeben folgende Tatsachen: zunächst ist zwischen der Knorpelkapsel des Auges und den Sehzellen bei den Cephalopoden eine Faserschicht gelegen, die einerseits mit der Marksubstanz des ersten Ganglions der Insekten verglichen werden kann, anderseits mit der äußeren reticulären Schicht der Retina der Wirbeltiere.

Zwischen den von LENHOSSEK beschriebenen Sehzellen finden sich ferner auch solche (Textfig. 19), die an ihrer Basis zahlreiche Dendritenfortsätze besitzen, welche sich in der Faserschicht verzweigen. Die Bedeutung dieser Seitenverzweigungen ist vollkommen unklar bei Berücksichtigung des einfachen Baues der Retina nach LENHOSSEK, dafür spricht jedoch diese Tatsache zu gunsten einer Gleichstellung der Faserschicht der Retina von Cephalopoden mit der Marksubstanz des ersten Ganglions der Insekten.

Die Enden der langen Fortsätze der Sehzellen in der plexiformen Schicht erinnern ihrem morphologischen Charakter nach lebhaft an die Enden durchziehender Fasern des ersten Ganglions in der Marksubstanz des zweiten von Insekten.

Diese Überlegungen geben mir Veranlassung, daran zu zweifeln, daß die Retina der Cephalopoden so einfach gebaut ist, wie es LENHOSSEK annimmt: möglicherweise werden künftige Untersuchungen diese Zweifel bestätigen; dann wird es möglich sein, eine ausführlichere Analogie durchzuführen; vorläufig bleibt nichts übrig, als, wie ich es oben bereits erwähnt, zuzugeben, daß den Sehzellen der Cephalopoden sowohl die Retinazellen als auch die Zellen des ersten Ganglions mit durchziehendem Fortsatze der Insekten entsprechen.

Im weiteren ist der Vergleich bereits bedeutend leichter, obgleich auch hier mit den Widersprüchen in den Arbeiten von LENHOSSEK und KOPSCH gerechnet werden muß.

KOPSCH beschreibt unmittelbar nach der Retina ein Chiasma, welches LENHOSSEK nicht gesehen hat. Dieses Chiasma entspricht vollkommen dem äußeren Chiasma der Insekten. Sämtliche Zellen der äußeren Körnerschicht haben bei *Eledone* (*gz*, *kz*, möglich auch *Kaz*) einen lokalen Charakter und entsprechen somit vollkommen den äußeren Zellen des zweiten Ganglions der Insekten.

Die Zellen der inneren Körnerschicht (*iz*) entsprechen ihren Beziehungen nach durchaus den äußeren Zellen mit durchziehenden Fortsätzen des zweiten Ganglions.

Das Marklager (III, Textfig. 19), welches seiner Lage nach dem dritten Ganglion der Insekten gleichkommt, sowie den Centren des Mittelhirns der Wirbeltiere, bedarf noch bevor, zu einem Vergleich seiner Elemente geschritten wird, einiger Erläuterungen seines Baues.

Sowohl bei den Insekten, als auch bei den Wirbeltieren hat das dritte Ganglion eine sehr charakteristische Differenzierung, die sich in einer komplizierten Schichtung ausdrückt. Bei den Cephalopoden wird eine derartige Schichtung nicht beobachtet; da jedoch das zweite Ganglion eine derartige Differenzierung aufweist und da eine derartige Schichtung bei den höheren Cephalopoden (*Decapoda*) in Form einer Palissadenschicht gefunden wird, so muß angenommen werden, daß die unregelmäßige Anordnung der Elemente des dritten Ganglions der *Cephalopoda* ein Beweis einer niedrigeren Differenzierung dieses ist. Im Zusammenhange mit einem derartigen Baue haben wir bereits gar kein festes anatomisches Kriterium für eine Zuerteilung der im Gebiet des Marklagers gelegenen Elemente zu dem zweiten oder dem dritten Ganglion, da zu diesem Zweck Stützpunkte nur in rein logischen Beziehungen gefunden werden können.

Derartigen zweifelhaften Elementen gehören in dieser Schicht hauptsächlich die auf der Textfig. 19 mit *igz* bezeichneten Zellen. Ihren Beziehungen zu anderen Elementen nach entsprechen dieselben den Zellen *az*, welche dem dritten Ganglion zugeteilt werden müssen, während dem liegen dieselben der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions an.

Werden die Zellen dieses Typus (*igz*) zunächst unberücksichtigt gelassen und gehen wir auf Zellen über, die unzweifelhaft dem dritten Ganglion angehören, so finden wir, daß die Zellen mit absteigendem Fortsatze (*hz*) Analoga der inneren Zellen des dritten Ganglions der

Insekten sind (*RZ*, Taf. I). Die Zellen mit aufsteigendem Fortsatze (*az*, Textfig. 19) können den Zellen gleichgesetzt werden, welche ich (auf Grund rein anatomischer Überlegungen) dem zweiten Ganglion der Insekten zugezählt habe, und zwar dessen inneren Zellen mit T-förmigem Fortsatze. Beim Vergleich der Insekten mit den Wirbeltieren habe ich die Annahme gemacht, daß diese Zellen den Zellen mit aufsteigendem Fortsatze des vorderen Hügels der Corpora quadrigemina (*az*, Textfig. 18), d. h. des dritten Ganglions entsprechen. Vergleicht man nun diese Zellen mit denjenigen bei *Eledone* mit *az* bezeichneten (Textfig. 19), so kann man sich von ihrer vollkommenen Ähnlichkeit überzeugen. Diese Zellen mit aufsteigendem Fortsatze von *Eledone* erscheinen sogar auf diese Weise als eine Bestätigung der früher ausgesprochenen Voraussetzung, infolgedessen auch die Voraussetzung einer Analogie derselben mit den inneren Zellen mit T-förmigem Fortsatze des zweiten Ganglions der Insekten vollkommen zulässig ist.

Die von Kopsch bei Decapoden gefundenen zahlreichen Lokalzellen (Palissadenzellen u. a.) entsprechen den vollkommen gleichen Lokalzellen (*LZ*, LZ^1, Taf. I) im dritten Ganglion der Insekten. Eine Analogie der Hauptelemente der optischen Ganglien von Insekten und Cephalopoden kann somit ungeachtet der großen Schwierigkeiten beim Vergleich des ersten Ganglions durchgeführt werden. Viel schwieriger ist jedoch der Vergleich der Riesenzellen, die einerseits in der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions (*Kaz*, Textfig. 19), andrerseits in den tiefen Schichten des Marklagers liegen (*Kmz*). Hier muß ich mich auf dieselben Überlegungen, die ich bei Durchführung der Analogie der horizontalen Geflechte der optischen Ganglien der Insekten mit den gleichen Elementen der Ganglien von Wirbeltieren ausgesprochen habe, beziehen.

Offenbar liegen auch hier spezifische, nur den Cephalopoden zukommende Elemente vor, wie auch die horizontalen Geflechte spezifisch für Insekten sind.

Werden diese Elemente nur von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, so sind sie natürlich einander ähnlich.

Leider kommen alle diese Überlegungen nur in dem Falle zu Recht, wenn meine Einteilung der Sehcentren von Cephalopoden in drei Ganglien angenommen wird. Mir scheint es jedoch, daß die Möglichkeit an und für sich, eine dermaßen relativ vollkommene Analogie durchzuführen, ein indirekter Beweis zu gunsten meiner Voraussetzung ist.

Allgemeine Ergebnisse und Schlußbetrachtungen.

Die allgemeinen Schlüsse, die auf Grund meiner Beobachtungen gemacht werden können, ergeben sich meiner Ansicht nach von selbst aus dem vorhergehenden Kapitel, infolgedessen ich mich hier bei denselben nicht lange aufhalten werde.

Obgleich bis auf die gegenwärtige Zeit die optischen Centren vom histologischen Gesichtspunkt, und zwar vermittelst spezieller neurologischer Methoden nur bei Cephalopoden, Insekten, zum Teil Crustaceen und hauptsächlich bei Wirbeltieren untersucht worden sind, so kann bereits auf Grundlage dieses beschränkten Materials festgestellt werden, daß dieselben vieles gemeinsam in ihrem histologischen Bau aufweisen, ungeachtet anatomischer und genetischer Unterschiede.

E. RADL (1902, 1912), der die optischen Centren bei verschiedenen Vertretern des Tierreichs untersucht hat, ist bereits zu dem Ergebnis gelangt, daß ihnen allen ein gemeinsamer Bauplan zukommt und suchte denselben in gewissen histologischen Strukturen (Kaskadenfasern, Schichtung u. dgl.), wobei er die speziellen Methoden unberücksichtigt ließ. Mir scheint jedoch aus dem oben Mitgeteilten hervorzugehen, daß nicht die von E. RADL (1912) hervorgehobenen Strukturen, sondern allein die mit ihren Fortsätzen sie bildenden Nervenelemente und ihre Wechselbeziehungen aufs deutlichste auf diesen gemeinsamen Bauplan hinweisen.

An drei vollkommen verschiedenen Typen gelingt es, eine relativ vollständige Analogie der Hauptelemente durchzuführen. Diese Analogie ist besonders auffallend zwischen Insekten und Wirbeltieren; bei den Cephalopoden stoßen wir auf einige Schwierigkeiten bei den Elementen des ersten Ganglions, welche meiner Meinung nach hauptsächlich auf einer ungenügenden Untersuchung der Centren bei Cephalopoden beruht.

Bei den Insekten ist eine Grundkette aus vier Elementen vorhanden: Retinazellen (Taf. I *re*), Zellen mit durchziehendem Fortsatze des ersten Ganglions (*fz*), gleiche Zellen des zweiten Ganglions (*Fz*) und schließlich innere Zellen des dritten Ganglions (*RZ*). Bei den Wirbeltieren liegt eine gleiche viergliedrige Kette vor: Sehzellen (Textfig. 18 *sz*), bipolare Zellen (*bz*), Ganglienzellen (*gz*) und Zellen der Sehlappen mit langen absteigenden Fortsätzen (*Pz*, *Cz*, *pz*). Als Analogon der ersten zwei Elemente dieser Kette müssen bei den Cephalopoden die Sehzellen mit ihren langen in der plexiformen Schicht endigenden Fortsätzen (Textfig. 19 *sz*) angesehen werden. Den beiden übrigen Ele-

menten entsprechen vollkommen die Zellen der inneren Körnerschicht (*ik*) und die Zellen des Marklagers mit absteigenden Fortsätzen (*hz*, *hgz*).

Bei allen hier in Betracht gezogenen Tieren gesellen sich zu diesen Hauptelementen noch Zellen lokalen Charakters.

Gewisse Gebilde, wie z. B. die horizontalen Gebilde der Insekten, haben einen mehr spezifischen Charakter, doch auch hier, glaube ich, werden viele gemeinsame Baumerkmale gefunden werden, wenn die Gebilde vollkommen untersucht sein werden.

Eine derartige Kongruenz der hochdifferenzierten Sehcentren weist unzweifelhaft nicht auf eine einfache Kongruenz hin, sondern auf ein für das ganze Tierreich gemeinsames Strukturprinzip, verbunden mit der Sehfunktion.

Das Studium weniger differenzierter optischer Zellen, nachdem bereits mehr oder weniger der Bau hochdifferenzierter Centren bekannt geworden ist, wird es zweifellos gestatten, an die Feststellung dieses Prinzips näher heranzutreten und damit auch zur Feststellung von Baugesetzen des ganzen Nervensystems führen.

Außer der großen Bedeutung, welche das vergleichende Studium der Sehcentren für die Neurologie hat, kann dasselbe auch noch eine große allgemeine Bedeutung haben.

Außer dem gemeinensamen Bauplan dieser Organe fällt außerdem noch die große Ähnlichkeit auf, die bisweilen bis auf eine vollkommene Wiederholung gleichnamiger Elemente bei den Vertretern verschiedener Typen des Tierreiches geben kann.

Am auffallendsten sind in dieser Hinsicht die von Lenhossek (1896) im zweiten Ganglion (nach meiner Terminologie) beschriebenen Stützzellen, die bis in die feinsten Einzelheiten den Müllerschen Fasern in der Retina der Wirbeltiere entsprechen. Ebenso stimmen ihrer Form nach die Zellen mit durchziehendem Fortsatze des ersten Ganglions der Insekten und die deplazierten bipolaren Zellen der Wirbeltiere überein; ferner die inneren Zellen des dritten Ganglions der Insekten und einiger Zellen des vorderen Hügels der Corpora quadrigemina u. dgl. Derartige Beispiele könnten noch viele angeführt werden. Sämtliche Sehelemente könnten sogar ihrer Ähnlichkeit nach in einzelne Gruppen geteilt werden, die sich durch das Maß ihrer Ähnlichkeit unterscheiden. Am ähnlichsten sind einander z. B. die Elemente der Hauptkette, weniger ähnlich die lokalen Elemente, noch weniger Ähnlichkeit weisen schließlich die spezifischen Elemente auf. Wird somit einer derartigen morphologischen Analyse das centrale Nerven-

system (welches zu diesem Zwecke am meisten geeignet ist, da es sozusagen weniger plastisch ist) unterworfen, so kann eine Kette von Tatsachen aufgefunden werden, die uns etwas näher zur Lösung einer derartig kardinalen Frage, wie es die Frage nach der Form ist, brächte.

Zum Schluß halte ich es für eine angenehme Pflicht, meinen ergebensten Dank meinem hochverehrtem Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. S. Dogiel auszusprechen für seine zahlreichen Ratschläge und Hinweise, sowie für das Interesse, das er stets meinen Arbeiten entgegenbringt.

St. Petersburg, Mai 1913.

Literatur.

*A. Babuchin (1864), Vergleichend histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopodenretina. Würzb. naturwiss. Zeitschr. Bd. V.

E. Berger (1878), Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I.

A. Berlese (1909), Gli Insetti.

A. Bethe (1897), Das Centralnervensystem von Carcinus moenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.

Bechterew (1898), Prowodjaschêie puti spinnogo i golownogo mozga (russisch). St. Petersburg.

J. Carrière (1885), Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.

Ciaccio (1876), De l'oeil des Diptères. Journ. de Zoologie. T. V.

Cuccati (1888), Über die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.

M. Dietl (1876), Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.

W. Dietrich (1909), Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

A. S. Dogiel (1881), Über das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Anat. Anz. Bd. III.

— (1881), Über die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien. Anat. Anz. Bd. III.

— (1883), Die Retina der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.

— (1885), Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.

— (1891), Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. I. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

— (1892), Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. II. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.

— (1893), K woprosu ob otnoschenii nerwnych kljetok drug k drugu (russisch). Travaux de la Societ. natur. de Tomsk.

— (1895), Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Vogelretina. Anat. Anz. Bd. X.

A. S. Dogiel (1895), Die Retina der Vögel. I. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

Exner (1891), Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten.

Flögel (1878), Über der einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl.

Franz (1913), Das Sehorgan, im Lehrbuch der vergleichend. Mikrosk Anat. d. Wirbeltiere. Herausg. v. A. Oppel. Bd. VII.

A. van Gehuchten (1892), La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. Cellule. T. VIII.

— (1906), Anatomie du système nerveux de l'homme. 4me édition.

H. Grenacher (1879), Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere d. Spinnen, Insekten und Crustaceen.

*— (1886), Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abh. d. nat. Gesellschaft zu Halle. Bd. XVI.

B. Haller (1904), Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV.

R. Hesse (1901), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.

R. Hesse (1902), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII.

V. Hensen (1865), Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

S. J. Hickson (1885), The eye and optic tract of insects. Quart. Journ. of Micr. Sc. Ser. 2. Vol. XXV.

*Janet (1905), Anatomie de la tête du Lasius niger. Limoges.

Jonescu (1909), Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XLV.

F. C. Kenyon (1896). The brain of the bee. Journ. Comp. Neurolog. Vol. VI.

— (1897), The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological Methods. Amer. Naturalist. Vol. XXXI.

Kopsch (1899), Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI.

Leydig (1855), Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol.

— (1864), Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen.

M. von Lenhossek (1894), Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LVIII.

— (1896), Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.

Lowne (1884), On the compound vision and the Morphology of the eye in insects. Trans. Linn. Soc. Lond. (2.) Vol. II.

Newton (1879), On the Brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XIX.

Parker (1895), The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitteilungen Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

Patten (1886), Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. VI.

Rabl-Rückhard (1875), Studien über das Insektengehirn. Arch. f. Anat. u. Physiologie.
E. Radl (1902), Über specifische Strukturen der nervösen Centralorgane. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXII.
— (1912), Neue Lehre vom Centralnervensystem. Leipzig.
S. Ramon y Cajal, (1893), La rétine des vertèbres. La Cellule. T. IX.
— (1904), Textura del sistema nerviosa del hombre y de los vertebrados. T. II. Madrid.
— (1909), Nota sobre la estructura de la retina de la Mosca (Musca vomitoria). Trabajos del Laboratorio de investigaciones biológicas de la Univer. de Madrid. T. VII.
Chr. Schröder (1912), Handbuch der Entomologie. 2. Lief. Jena.
M. Schultze (1868), Untersuchungen über d. zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten.
H. Viallanes (1882), Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Annales sc. nat. 6 Série. T. XIV.
— (1884), Le ganglion optique de la Libellule (Aeschna maculatissima). Ann. de Sc. nat. Zoologie. T. XVIII.
— (1886), La cerveau de la Guêpe. Ann. sc. natur. 7me Sér. T. I, 2.
— (1887), La cerveau du Criquet. Ann. sc. nat. 7me Sér. T. 3, 4.
— (1892), Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. de sc. nat. 7me Sér. T. XIV.
Vigier (1904), Sur la présence d'un appareil d'accommodation dans les yeux composés des Insectes. C. R. Ac. Sc. Paris. T. CXXXVIII.
— (1907), Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés de Muscides. C. R. de l'Acad. Sc. T. CXLV.
— (1907), Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes, en particulier chez les Muscides. C. R. de l'Acad. de Sc. T. CXLV.
— (1908), Sur l'existence réelle et le rôle des Apendices piriformes des neurones. La neurone périoptique des Diptères. C. R. de la Soc. Biol. T. LXIV.
A. Zawarzin (1911), Histologische Studien über Insekten. I. Das Herz der Aeschnalarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von Taf. I sind Präparaten von *Aeschna*-Larven entnommen.

Tafel I.

Schematische Darstellung der Beziehungen der Nervenelemente in den optischen Ganglien von *Aeschna*-Larven.

I. Erstes Ganglion opticum, in demselben: *re*, Enden der Postretinalfasern (*prf*); *fz*, Zelle der äußeren Körnerschicht mit durchziehendem Fortatze, *lz*, Lokalzelle der äußeren Körnerschicht; *ilz*, eine gleiche Zelle der inneren Körner-

schicht; *er*, Endverzweigungen von Zellen mit durchziehendem Fortsatze aus der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions (*ufz*); *eb*, Endverzweigungen einer Zelle mit rückläufigem Fortsatze der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions; *up*, Verzweigungen des unteren Geflechtes; *cz*, große Zelle dieses Geflechtes. *ach*, äußeres Chiasma.

II. Zweites Ganglion opticum, in demselben: Zellen der äußeren Körnerschicht: *Fz*, Fz^1 mit durchziehenden Fortsätzen; *lZ*, mit rückläufigem Fortsatze. *Lz*, Lz^3, Lz^{23}, *Lze*, Lokalzellen; *Lzp*, Zellen lokaler horizontaler Geflechte; *czt*, Commissurenzellen. Zellen der inneren Körnerschicht: *ufz*, mit aufsteigendem Fortsatze; *Rz*, mit rückläufigem Fortsatze; Rz^1, mit T-förmigem Fortsatze; 1, 2, 3, drei Hauptschichten der centralen Marksubstanz; *e*, Enden durchziehender Fortsätze von Zellen der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglions; p^1, p^2, p^3, p^4, Geflechte feiner, wenig verzweigter Faser; *dv*, baumförmige Verzweigung der ersten derselben (p^1); P^1, P^2, P^3, P^4, Geflechte der verzweigten Fasern. — *Cz*, große Zellen der horizontalen Geflechte; *E*, *E'*, Fasern unbekannter Herkunft, die im zweiten Ganglion endigen. *ich*, inneres Chiasma.

III. Drittes Ganglion opticum, in ihm: *a, b, c, d* — 1, 2, 3 und 4, Massen centraler Marksubstanz. *LZ*, LZ^1, Lokalzellen der äußeren Körnerschicht; *RZ*, Zellen der inneren Körnerschicht mit T-förmigem, rückläufigem Fortsatze. Rz', Rz'', Rz''', Rz'''', ihre Verzweigungen in der ersten, zweiten und dritten centralen Markmasse; *CZa*, *CZb*, *CZc*, *CZd*, große Zellen horizontaler Geflechte, die ihre Fortsätze in die entsprechende erste, zweite, dritte und vierte Markmasse aussenden.

Auf dem Schema sind die Elemente des ersten Ganglions mit blauer Farbe, des zweiten mit roter und des dritten mit grüner Farbe bezeichnet.

Tafel II.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind Totalpräparate, die mit Methylenblau gefärbt und in molybdänsaurem Ammonium fixiert worden waren, entnommen.

Fig. 1. Erstes Ganglion opticum und Chiasmafasern; *prf*, postretinale Fasern; *ek*, ihre Endapparate; *er*, Endverzweigungen in das erste Ganglion eintretender Fasern (*chf*). Vergr. 870/1.

Fig. 2. Zellen mit durchziehendem Fortsatz (*fz*) aus der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglion opticum; *f*, durchziehender Fortsatz; *c*, Verzweigungen seiner Seitenäste; *prf*, postretinale Faser; *ek*, deren Endplättchen. Vergr. 900/1.

Fig. 3. Endigung von Fortsätzen der Zellen des ersten Ganglions in der ersten Schicht der centralen Marksubstanz des zweiten; *eb*, Endverzweigungen; *fza*, eintretende Faser; *ff*, durchziehende Faser; Vergr. 920/1.

Fig. 4. Teil eines horizontalen Geflechtes des zweiten Ganglions. Vergr. 640/1.

Fig. 5. Innerer Winkel des zweiten Ganglion opticum an der Austrittsstelle der Commissur (*c*). *Z*, große Zellen; *P*, das von denselben gebildete Geflecht; *eb*, Endverzweigungen von Fasern (*fza*), die aus dem ersten Ganglion eintreten. Vergr. 235/1.

Fig. 6. Proximaler Winkel des dritten Ganglions. *a*, erste, zweite und dritte Markmasse; *A*, flügelförmige vierte Masse; *Za*, große Zelle; *t*, T-förmige Verzweigung ihres Fortsatzes; *Cfa*, Fasern, die in das obere Schlundganglion

aus der ersten, zweiten und dritten Markmasse eintreten. *Cf*^{4}, Fasern die dorthin aus der vierten Masse verlaufen; *Z*^{4}, große, derselben anliegende Zellen. Vergr. 410/1.

Tafel III.

Sämtliche Figuren sind von Präparaten, die nach dem Verfahren von Golgi behandelt worden sind, gezeichnet worden.

Fig. 1. Flächenschnitt (tangentialer) durch das erste Ganglion opticum; *p*, äußeres; *P*, inneres Geflecht; *C*, Faser, die aus dem einen in das andre verläuft. Vergr. 410/1.

Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch das erste Ganglion; *eb*, Endverzweigung einer Zelle mit rückläufigem Fortsatz der äußeren Körnerschicht des zweiten Ganglions (?); *ek*, Endverdickungen postretinaler Fasern; *f*, durchziehender Fortsatz der Zelle der äußeren Körnerschicht. Vergr. 410/1.

Fig. 3. Zellen mit durchziehendem Fortsatz aus der äußeren Körnerschicht des ersten Ganglion opticum. Vergr. 670/1.

Fig. 4. Senkrechter Schnitt durch die äußere Körnerschicht des zweiten Ganglion opticum. *n*, Silberniederschlag; *vz*, Zellen mit rückläufigem Fortsatz (*rzf*); *sg*, Stützgewebe; *ms*, Marksubstanz des zweiten Ganglions. Vergr. 410/1.

Fig. 5. Lokalzelle des zweiten Ganglions, die mit ihren Verzweigungen die Enden eintretender Fasern umflicht; *ps*, Palissadenzwischenschicht der ersten Schicht der Marksubstanz. Vergr. 410/1.

Fig. 6. Schlinge eines rückläufigen Fortsatzes einer Zelle der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions. Vergr. 1270/1.

Fig. 7. Äußeres Geflecht (*p*) und von ihm abgehende Verzweigungen (*b*) des zweiten Ganglions. *ps*, pallissadenförmige Zwischenschicht. Vergr. 450/1.

Fig. 8. Senkrechter Schnitt durch das zweite Ganglion opticum; *fz*, Zellen der äußeren Körnerschicht mit durchziehender Faser; *P*^{1}, *P*^{2}, *P*^{4}, erstes, zweites und viertes Geflecht dicker verzweigter Fasern; *rz*, Schlinge einer Zelle der äußeren Körnerschicht mit rückläufigem Fortsatz; *a*, Zwischenschicht in der diese Schlingen angeordnet sind; *1, 2, 3*, drei Hauptschichten der Marksubstanz. Vergr. 410/1.

Fig. 9. Dasselbe wie Fig. 8. *fz'*, aus dem ersten Ganglion eintretende Fasern; *e*, deren Endigungen; *f*, Verzweigungen des Fortsatzes einer Lokalzelle aus der äußeren Körnerschicht; *ff*, durchziehende Fasern; *Rz*, Zelle der inneren Körnerschicht mit durchziehendem Fortsatz; *1, 2, 3*, drei Hauptschichten der Marksubstanz. Vergr. 410/1.

Fig. 10. Dasselbe wie Fig. 9. *P*^{1}, äußeres Geflecht; *lz*, Endigung eines Fortsatzes einer Lokalzelle der äußeren Körnerschicht; *Lz*, desgleichen; *e*^{2}, Endigung einer aus dem inneren Chiasma eintretenden Faser; *fz*, durchgehende Faser; *1, 2, 3*, drei Hauptschichten der Marksubstanz. Vergr. 410/1.

Tafel IV.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparaten, die nach dem Golgi-Verfahren hergestellt sind, entnommen.

Fig. 1. Diffuse Verzweigung einer aus dem inneren Chiasma eintretenden Faser in die dritte (3) Schicht der Marksubstanz des zweiten Ganglions. Vergr. 235/1.

Fig. 2. Zelle mit T-förmigem Fortsatz aus der inneren Körnerschicht

des zweiten Ganglions; *3*, dritte Schicht der Marksubstanz; *b*, deren mittlere Zwischenschicht; *f*, ein in das dritte Ganglion verlaufender Fortsatz. Vergr. 600/1.

Fig. 3. Äußere Geflechte des zweiten Ganglions. Flachschnitt; *gf*, *lf*, wenig verzweigte feine Fasern; *p*, dicke verzweigte Fasern; *m*, »Moosfasern«. Vergr. 570/1.

Fig. 4. Horizontaler Schnitt durch die Marksubstanz des zweiten Ganglions; *up*, unverzweigte Fasern des oberen Geflechtes; *f*, durchziehende Faser; *lfz*, Fortsatz einer »mehrschichtigen« Lokalzelle; *ev*, dessen Endverzweigung; *1*, *2*, *3*, drei Hauptschichten der Marksubstanz. Vergr. 390/1.

Fig. 5. Die auf Fig. 7 mit *t* bezeichnete Stelle mit einer T-förmigen Verzweigung bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 1040/1.

Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch die Marksubstanz des zweiten Ganglions; *p*, unverzweigte Fasern des äußeren Geflechtes; *m*, »Moosfasern«; *lz*, *Lz*, Endverzweigungen von Fortsätzen von Lokalzellen; *ps*, palissadenförmige Zwischenschicht. Vergr. 450/1.

Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch den inneren Winkel des zweiten Ganglions; *1*, *2*, *3*, drei Hauptschichten der Marksubstanz; *p*, p^3, äußeres und drittes Geflecht unverzweigter Fasern; *P*, zweites Geflecht dicker Fasern; *Pr*, dessen feinere Verzweigungen; *d*, Endabzweigungen des ersten Geflechts; *z*, Zellen der Eckganglien, die Fortsätze in unverzweigte Geflechte abgeben; *zt*, eine gleiche Zelle mit T-förmigem Fortsatz; *c*, Commissur; *t*, T-förmiger Verzweigung. Vergr. 410/1.

Tafel V.

Sämtliche Zeichnungen sind Präparate, die nach dem Verfahren von Golgi behandelt worden sind, entnommen.

Fig. 1. Verticaler Schnitt durch das dritte Ganglion; *1*, *2*, erste und zweite Markmasse; *dv*, diffuse Endverzweigungen; lv^1, lokalisierte Verzweigung; ev^1, T-förmige Verzweigung dieser Faser; *v*, eine in beiden Markmassen gelegene Endverzweigung; *ev*, T-förmige Verzweigung dieser Faser. Vergr. 410/1.

Fig. 2. Endverzweigungen (*ev*) der Fortsätze von Lokalzellen der äußeren Körnerschicht des dritten Ganglion opticum; 3, dritte Markmasse. Vergr. 600/1.

Fig. 3. Horizontaler Durchschnitt des dritten Ganglions. *1*, *2*, *3*, erste, zweite und dritte Markmasse; *b.e*, zweite und dritte Schicht der ersten derselben; *ch*, inneres Chiasma; *chf*, aus dem Chiasma eintretende Fasern; *chn*, Commissurenfasern; *cn*, Fasern, die in das obere Schlundganglion verlaufen; *ef*, ef^1, Fasern, die in die Marksubstanz aus der inneren Körnerschicht eintreten; *eb*, *ec*, e^2, *ed*, deren Endverzweigungen. Vergr. 231/1.

Fig. 4. Senkrechter Schnitt. *1*, *2*, *4*, erste, zweite und vierte Markmasse des dritten Ganglion; *lf*, Fortsätze von Lokalzellen, die zwischen der ersten und zweiten Markmasse verlaufen und mit feinen Verzweigungen in der vierten endigen. Vergr. 410/1.

Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion. *chf*, aus dem Chiasma eintretende Fasern; 1, erste Markmasse. Vergr. 410/1.

Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion opticum. Fortsätze von Zellen mit T-förmigem Fortsatz aus der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions; *1*, *2*, erste und zweite Markmasse. Vergr. 410/1.

Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion opticum. 1, erste

Markmasse; *a, b*, erste und zweite Schicht derselben; *rf*, Fortsatz einer Zelle mit rückläufigem Fortsatz aus der inneren Körnerschicht des zweiten Ganglions; *t*, seine T-förmige Verzweigung; *te*, seine Endigung in der ersten Markmasse; *lz*, Lokalzelle des I. Typus aus der äußeren Körnerschicht des dritten Ganglions; *cv*, collaterale Verzweigung seines Fortsatzes. *Lf*, Fortsatz einer Lokalzelle der äußeren Schicht vom II. Typus. Vergr. 600/1.

Tafel VI.

Sämtliche Figuren sind Präparaten, die nach dem Verfahren von Golgi behandelt worden sind, entnommen.

Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion opticum. *1, Z*, erste und zweite Markmasse; *b*, die zweite Schicht in der ersten Masse; *lf, Lf*, Fortsätze von Zellen des I. und II. Typus der äußeren Schicht; *ff*, aus dem Chiasma eintretende Faser; *ch*, inneres Chiasma; f^4, Fasern, die in die vierte Markmasse verlaufen. Vergr. 410/1.

Fig. 2. Aus einem senkrechten Durchschnitt durch das dritte Ganglion. *1, Z, 4*, erste, zweite und vierte Markmasse; *P*, dicke, in der vierten Markmasse sich baumförmig verzweigende Faser; *ev*, Endverzweigungen von Fortsätzen der Zellen des II. Typus der inneren Schicht des zweiten Ganglions; *Tr*, Trachea. Vergr. 410/1.

Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion. *1, 2, 3*, erste, zweite und dritte Markmasse; P^1, P^2, P^3, dicke, in der ersten, zweiten und dritten Markmasse sich verzweigende Fasern; *f*, eine aus dem Chiasma eintretende Faser; *cf*, in das obere Schlundganglion verlaufendes Bündel; *Cf*, desgleichen; cf^1, aus der inneren Körnerschicht eintretende Fasern; *re*, deren Verzweigungen. Vergr. 235/1.

Fig. 4. Senkrechter Schnitt durch das dritte Ganglion. *1, 2, 4*, erste, zweite und vierte Markmasse; *c*, dritte Schicht der ersten Masse; *lf, Lf*, Fortsätze äußerer Zellen des I, und II. Typus; *f*, aus dem Chiasma eintretende Faser; f^4, Fasern, die zwischen der ersten und zweiten Markmasse in die vierte verlaufen; P^2, dicke Faser, die Verzweigungen in der ersten Markmasse bildet. Vergr. 240/1.

Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch das dritte optische Ganglion. *2, 3*, zweite und dritte Markmasse; *fl*, Endigungen von Fasern, die aus dem Chiasma eintreten; *rf*, aus der inneren Körnerschicht eintretende Fasern; *t*, ihre T-förmige Verzweigung; *Re*, ihre Endverzweigung; *Cf*, zum oberen Schlundganglion verlaufende Fasern; *le*, Endigung der Fortsätze von Zellen des I. Typus der äußeren Schicht. 410/1.

Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren.

Von

Ludwig Lochmann

aus Cothen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafel VII.

Inhalt.

Angeregt zu nachfolgenden Untersuchungen wurde ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. CHUN. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge. Desgleichen danke ich Herrn

Prof. Dr. Woltereck und Herrn Privatdozent Dr. Steche für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse.

Das Material zu dieser Arbeit wurde von mir während eines dreimonatlichen Aufenthaltes, März bis Mai des Jahres 1912, an der russischen zoologischen Station zu Villafranca gesammelt. Dem Leiter der Station, Herrn Prof. Dr. von Davidoff, danke ich für die Unterstützung, die er mir zur Beschaffung des Materials gewährte.

Biologische Beobachtungen.

Im Anfang meines Aufenthaltes war das Vorkommen der Siphonophoren, speziell das der Calycophoriden, mit denen ich mich hauptsächlich beschäftigte, sehr dürftig. Es besserte sich erst einigermaßen Anfang Mai, um dann gegen Ende des Monats wieder abzuflauen.

Während dieser Zeit hatte ich Gelegenheit, auch einige Einzelheiten über Vorkommen und Auftreten der Siphonophoren zu beobachten. Für *Diphyes* konnte man das Auftreten einigermaßen sicher voraussagen je nach Temperatur und Bewegtheit des Meeres. War das Meer bei feuchtem, kaltem Wetter einige Zeit unruhig, so konnte man sofort bei Eintreten von einigermaßen besserem Wetter mit Bestimmtheit auf das Vorkommen von *Diphyes* in größerer Zahl rechnen. Diphyiden und die dazugehörigen Eudoxien fanden sich dann in der Regel 8—10 Tage, darauf wurden die Tiere seltener. Am ergebnisreichsten war der Fang in den späten Nachmittagstunden in einer Tiefe von ungefähr 20 m.

Verschieden davon ist das Auftreten der großen *Galeolaria aurantiaca*. Diese Siphonophore scheint sich vorwiegend in der Tiefe aufzuhalten und bei beinahe erlangter Geschlechtsreife zur Oberfläche emporzusteigen, wo dann die Geschlechtsprodukte vollkommen reifen, und sich die Befruchtung vollzieht.

Ich schließe dies daraus, daß *Galeolaria*, wie ich aus meinen eigenen Beobachtungen und für andre Jahre aus den mit Sorgfalt geführten Tabellen der Station zu Villafranca über das Vorkommen größerer pelagischer Tiere entnahm, sehr selten vereinzelt gefangen wurde. Während meines Aufenthaltes ereignete sich dies nur einmal, und da war es ein kleineres noch nicht geschlechtsreifes Exemplar. Dagegen traten sie zuzeiten, meist bei sonnigem, ruhigem Wetter, in so großer Anzahl auf, daß man sie zu Dutzenden an der Oberfläche sehen konnte. Alle diese Exemplare waren durchweg fast geschlechtsreif.

Galeolaria ist bekanntlich eine Diphyide, bei der sich die Stammgruppen nicht als Eudoxien vom Stamme lösen, um selbständig eine

Reihe von Gonophoren hervorzubringen. Die Gonophoren, von denen jede Stammgruppe nur eine einzige erzeugt, verbleiben hier am Stamm. Dadurch erhält dieser eine ziemlich beträchtliche Länge. Ich beobachtete Exemplare von 1—1 $^1/_2$ Meter Stammeslänge. Die lokomotorische Kraft wird durch die beiden Schwimmglocken geliefert, unterstützt werden diese durch die Genitalschwimmglocken der zahlreichen Anhangsgruppen. Man kann jedoch auch bei *Galeolaria* einen der Eudoxienbildung ähnlichen Vorgang beobachten, der einer allzu großen Verlängerung des Stammes entgegenwirkt.

Die Stammgruppen der stets monöcischen Kolonie, die aus Deckstück, Freßpolyp, Fangfaden und Geschlechtsglocke bestehen, lösen sich kurz vor der vollständigen Reifung der Geschlechtsprodukte vom Stamme los und schwimmen durch lebhafte Kontraktionsbewegungen der Gonophore selbständig weiter. Derartige abgelöste Stammgruppen finden sich häufig im Plankton. Den Prozeß selbst konnte ich genau an Exemplaren beobachten, die ich, um von ihnen zur Züchtung reife Eier und Hoden zu erhalten, in großen Glasbehältern hielt. Die Stammgruppe ist nach dem Loslösen mindestens solange lebensfähig, bis die vollständige Reife der Geschlechtsprodukte eingetreten ist, was nach meinen Beobachtungen 8—14 Stunden beansprucht. Während dieser Zeit schwimmt die Stammgruppe mit ausgestrecktem Fangfaden und auch Nahrung aufnehmend lebhaft umher. Nach vollständiger Reife der Geschlechtsprodukte, die man äußerlich bei den weiblichen Gruppen an der größeren Durchsichtigkeit der Eier, bei den männlichen an der lebhaft orangeroten Färbung der Hoden erkennt, löst sich die Gonophore von der Stammgruppe los und schwimmt allein weiter. Die übrigen Teile sinken und sterben allmählich ab. Der Austritt der Eier und Hoden aus der Gonophore erfolgt in der von CHUN für *Eudoxia Eschscholtzii* angegebenen Weise, indem an den Eiern in regelmäßigen Intervallen Pumpbewegungen von einem Teil der Eioberfläche ausgeführt werden, durch welche schließlich die umgebende dünne Ectodermhülle gesprengt und dem Ei Austritt und Befruchtung ermöglicht wird.

Dieses Verhalten bei *Galeolaria* dient wie die Eudoxienbildung zur Verkürzung des Stammes und damit zur Entlastung der Schwimmglocken. Jedoch ist es, wenn sich auch eine gewisse Ähnlichkeit nicht verkennen läßt, doch verschieden von der Eudoxienbildung. Im Gegensatz zu dem einfacheren Vorgange bei *Galeolaria* erfährt dort nach der Ablösung das Deckstück eine Reihe von Gestaltsveränderungen, es besitzt außerdem einen wohlausgebildeten Ölbehälter, die

Geschlechtsprodukte bilden sich erst nach der Ablösung der Eudoxie aus, und die Eudoxie bringt nacheinander eine ganze Reihe von Gonophoren hervor.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Galeolaria* finden sich bei andern nicht eudoxienbildenden Diphyiden, z. B. bei *Praya.*

Methoden der Züchtung und Untersuchung.

Während meines Aufenthaltes in Villafranca beabsichtigte ich, eine ganze Anzahl von Diphyesarten vermittels künstlicher Befruchtung zu züchten. Leider war mir dies infolge Materialmangels nicht möglich. Züchtungen gelangen mir nur bei zwei Siphonophoren, bei *Galeolaria aurantiaca* und bei der Physophoride *Halistemma tergestinum.* Im Plankton fand ich eine Reihe von Entwicklungsstadien von *Diphyes Sieboldii* und von *Abyla pentagona.* Bei einem Züchtungsversuch bei *Forscalia Edwardsii* entwickelten sich die Larven nicht über das Planulastadium hinaus.

Die Züchtungen wurden in großen, flachen Glasbehältern vorgenommen. Die Durchlüftung, ein sehr wesentlicher Faktor für die normale Entwicklung der Larven, geschah durch Meeresalgen, *Ulva* oder *Enteromorpha.* Ernährt wurden die jungen Siphonophoren durch Seeigellarven, die ich mir durch die bei diesen Tieren ja sehr leichte künstliche Befruchtung verschaffte. Da bei andern Siphonophoren, bei *Praya maxima, Agalma rubrum, Forscalia Edwardsii* und bei *Galeolaria* die künstliche Befruchtung nach der bekannten Art der künstlichen Befruchtung bei Seeigeln, das Zusammentun von künstlich aus den Gonophoren befreiten Eiern und etwas Spermaflüssigkeit, nie Erfolg gehabt hatte, brachte ich jetzt reife männliche und weibliche Gonophoren, die sich von den Stammgruppen abgelöst hatten, zusammen. Die Eier und Hoden entleerten sich normalerweise aus den Gonophoren und befruchteten sich.

Zur Konservierung verwandte ich für die Larvenstadien die FLEMMINGsche Mischung, für erwachsene Diphyiden FLEMMINGsche Lösung, Formol oder eine Mischung aus 12 Teilen konzentrierter Sublimatlösung, 2 Teilen Eisessig und Formol und 12 Teilen Meerwasser. Letztere empfiehlt sich besonders, da sie ohne große Schrumpfungen und Kontraktionserscheinungen und ohne die bei Verwendung des FLEMMINGschen Gemisches so lästige Brüchigkeit und Schwärzung der einzelnen Stammesteile die Verwendbarkeit des Objektes auch zu histologischen Zwecken gestattet. Zur Färbung der Schnitte verwandte ich das HEIDENHAINsche Gemisch mit einer Nachfärbung mit Orange-G. Bei

Totalpräparaten wurden die Entwicklungsstadien 3—5 Minuten mit einer Mischung von Formol und Seewasser, 1 : 25, fixiert und mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt.

Zur Entwicklung der Diphyiden.

I. Galeolaria aurantiaca Vogt.

Historisches.

Die erste Notiz über Entwicklungsstadien von *Galeolaria aurantiaca* findet sich bei C. Vogt (1851). Die von ihm als Larven von Galéolaire orangée beschriebenen und abgebildeten Siphonophoren sind jedoch überhaupt keine Larven, sondern junge Eudoxien; von welcher Art läßt sich aus den Abbildungen nicht mit Sicherheit erkennen.

Metschnikoff, dem Altmeister der Ontogenie der Siphonophoren, gelang es zuerst, *Galeolaria aurantiaca* zu züchten. Er beschreibt sie in seinen Studien über Entwicklung von Medusen und Siphonophoren als *Epibulia aurantiaca*. Metschnikoffs Beobachtungen sind hier, wie er selbst bemerkt, etwas lückenhaft und endigen auf einem Stadium, welches wichtige Fragen unbeantwortet läßt. So ist sich z. B. Metschnikoff über die Art der Entwicklung der erstgebildeten Schwimmglocke und über ihre morphologische Stellung zur erwachsenen Kolonie im unklaren.

Entwicklung bis zur Ausbildung der ersten Schwimmglocke.

Diese folgenden Bemerkungen über die Entwicklung von *Galeolaria* bis zur Ausbildung der primären Schwimmglocke sollen zunächst eine Ergänzung zu Metschnikoffs bis zu diesem Punkte reichenden Beobachtungen bilden, und dann auch ein Bild der typischen Entwicklung der Calycophoriden bis zu diesem Stadium geben.

Das befruchtete Ei teilt sich durch totale, in den übrigen Gesetzen sonst unbestimmbare Furchungen bis zum sogenannten Morulastadium. Die kugelige Form der Larve wird länglich, die Oberfläche glättet sich und überzieht sich mit einem feinen mit Wimpern versehenen Ectoderm und wird so zur typischen, im Innern aus großen saftreichen Dotterzellen bestehenden Planula. Man unterscheidet an der länglichen, eiförmigen Planula zwei Teile. Der breitere Teil ist bei den kreisenden Bewegungen der Larve stets nach oben gerichtet. Am unteren spitzeren Teil tritt bald ein gelblichrotes Pigment auf; dieser wird später zum Primärpolypen, ist also der orale Pol.

An diesem oralen Pol bildet sich nun eine starke Ectodermverdickung aus, die sich von dort auf die eine Seite der Planula zieht,

die man wegen der dort stattfindenden Organbildung als Ventralseite bezeichnet. Hier beginnen nun die großen inneren Saftzellen, das primäre Entoderm, sich zum sekundären umzuwandeln. Die Bildung des definitiven Entoderms bleibt zunächst auf die Ventralseite beschränkt, und erst allmählich zieht sich dies zum Oralpol hinab. Die genaue Beschreibung der Ectoderm- und Entodermbildung bei Siphonophoren hat WOLTERECK gegeben (1905).

Auf der Ventralseite, etwas oberhalb der Mitte, entwickelt sich vermittels eines Glockenkerns die erste Schiwmmglocke (Fig. 1 *A*). Unterhalb der Schwimmglockenanlage entsteht aus einer aus Ectoderm und Entoderm bestehenden Verdickung die Knospe für den Fangfaden (*t*), zunächst ein einfaches, rundliches, später warziges Bläschen. Die Knospe der Schwimmglocke vergrößert sich schnell; eine Ausstülpung des Entoderms liefert den Ölbehälter (*c.ol*), zwischen Ectoderm und Entoderm wird eine Schicht Gallerte abgelagert, und es entsteht der entodermale Glockengefäßapparat.



Textfig. 1.

Bipolare Planula von *Galeolaria aurantiaca*. *A*, Anlage der primären larvalen Glocke; *c.ol.*, Anlage des Ölbehälters; *ga*, die zwischen Ectoderm und Entoderm abgeschiedene Gallertschicht; *su*, Subumbrella; *t*, Fangfadenknospe; *ect*, Ectoderm; *ent'*, primäres und *ent*, sekundäres definitives Entoderm; *p*, künftiger Magenschlauch.

Während der nun erfolgenden Vergrößerung der Glocke verändert sich der Rest des Embryonalkörpers, der bei zunehmender Größe der Glocke als bloßer Anhang erscheint. In seinem Innern entsteht eine flimmernde Kavität, die Anlage des Cölenterons. Am Oralpol entwickelt sich das typische, aus zylinderförmigen Zellen bestehende Entoderm des Freßpolypen (Fig. 2 *ent*). Zwischen der Glocke und den übrigen Teilen hat sich ein Verbindungsgefäß gebildet, an dem die Knospenbildung erfolgt. Es besitzt ganz den histologischen Bau des Stammes, man kann es sogar als Anlage des Stammes bezeichnen, wenn es auch nur vergänglich und

larval ist. Ein Längsschnitt durch dieses Stadium gibt Abbildung 2 wieder. Das Auffallendste ist die schon ziemlich große, bei der Konservierung etwas geschrumpfte primäre Schwimmglocke (*A*) mit dem Ölbehälter (*c.ol.*) und dem Schwimmsack und seiner schon ziemlich stark ausgebildeten subumbrellaren zirculären Muskulatur. Die die Wandungen des Ölbehälters bildenden entodermalen Zellen sind ziemlich stark. Bei fortschreitendem Wachstum werden sie dünner, bis sie schließlich bei der erwachsenen Glocke nur noch eine zarte Auskleidung des Ölbehälters bilden.

Textfig. 2.

Längsschnitt durch eine ältere Larve von *Galeolaria aurantiaca*. *A.*, Primärglocke; *c.ol.*, Ölbehälter; *M.su*, zirkuläre subumbrellare Muskulatur und *v.* Velum derselben. *B.* Knospe der sekundären heteromorphen Glocke; *tr.* Verbindungsgefäß; *K.z*, Urknospe der Stammgruppen; *t*, Anlage des Fangfadens; *p*, Anlage des primären Magenschlauches; *ect.* Ectoderm; *ent'*. primäres und *ent.* definitives Entoderm; *St.l*, Stützlamelle.

Mit der Primärglocke hängt durch das vom Proximalabschnitt des Ölbehälters abgehende Verbindungsgefäß der Rest des Embryonalkörpers zusammen. Man kann an diesem zwei verschiedene Abschnitte, die durch eine ringförmige Furche voneinander abgesetzt sind, unterscheiden. Der orale Teil (*p*) hat schon ganz das Aussehen des ausgebildeten Magenschlauches. Die Ectodermzellen sind verstärkt, das Entoderm besteht aus langen zylindrischen Zellen. Zwischen Ectoderm und Entoderm ist die in der Abbildung besonders auf der ventralen Seite hervortretende Stützlamelle (*St.l*) gebildet. Der obere Abschnitt des Embryonalkörpers ist noch ziemlich undifferenziert.

Er ist vollkommen von dem primären Entoderm (*ent'*), den großen wabigen Dotterzellen erfüllt.

Auf der Oberseite des Stammes liegt eine rundliche aus Ectoderm und Entoderm bestehende, noch nicht weiter differenzierte Knospe (*B*), die Anlage der zweiten Schwimmglocke. Die auf der Unterseite des Stammes, dieser ungefähr opponiert liegende Knospe (*K.z*), ist die sogenannte Urknospe (Chun), die Knospungszone der Stammgruppen. An ihrem distalen Teile beginnt sich bereits eine Knospe abzuschnüren. Unterhalb des Stammes an der Ventralseite des Embryonalkörpers liegen vielfach verschlungene Äste und Knospen, die Anlage des Tentakelapparates der ersten Stammgruppe (*t*).

Bei fortschreitendem Wachstum wird die primäre Schwimmglocke vollkommen ausgebildet, der Rest des Embryonalkörpers wird zur Ausbildung der primären Stammgruppe und des Stammes verwandt. Wir haben dann ein Stadium bestehend aus ausgebildeter Primärglocke, Primärstammgruppe und verschiedenen Knospen vor uns. Bis hierher erstrecken sich Metschnikoffs Bebachtungen.

Das larvale Primärglockenstadium.

Bei sorgfältigster Kultur, täglichem Wasserwechsel, Durchlüftung und guter Fütterung gelang es mir, die jungen Galeolarien zu einem ziemlich weiten Entwicklungsstadium zu bringen. Ich beginne mit der Beschreibung des in Taf. VII, Fig. 1 wiedergegebenen Stadiums. Charakterisierend für dieses Stadium ist die Primärglocke mit ihrem von dem der späteren Glocken so abweichenden Habitus. Sie ist im Verhältnis zu den ausgewachsenen sekundären Glocken nicht allzu groß, ungefähr 2,7 mm im Längsdurchmesser. Sie ist mützenförmig gestaltet, von ähnlicher Form wie die von Chun für *Muggiaea Kochii* und von Haeckel für *Cymbonectes Huxleyi* beschriebenen Primärglocken, jedoch größer als diese. Der untere, breite Teil ist fast ganz vom Schwimmsack erfüllt, im oberen, schlankeren Abschnitt befindet sich der Ölbehälter (*c.ol*), ein am oberen Pol stärkeres, im proximalen Abschnitt nicht sehr verengtes, keulenförmiges Organ, das schräg aufwärts durch den oberen Teil der Glocke verläuft.

Vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters verläuft ein kurzes Gefäß fast senkrecht nach unten, tritt in den Schwimmsack ein und teilt sich dann in die vier subumbrellaren Glockengefäße. Zwei seitliche streichen in dem Bogen der Wandung des Schwimmsacks nach unten. Das dorsale Gefäß geht zunächst aufwärts, bis es die oberste Kuppe des Schwimmsackes erreicht, und läuft dann auf der dorsalen

Seite der Subumbrella abwärts. Das vierte kürzeste ventrale Gefäß streicht an der entgegengesetzten Seite direkt nach unten. Im Velum (*v*) vereinigen sich die vier Gefäße zu einem Ringkanal. Auf der ventralen Seite befindet sich ein tiefes, schlitzförmiges Hydroecium (*h*).

Vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters verläuft der schon erwähnte starke muskulöse Gefäßstrang (*tr*), den man, wenn auch ein kurzes proximales Stück später abgeworfen wird, doch als Stamm bezeichnen kann. Er mündet durch das Hydroecium nach außen. Bemerkenswert ist seine große Kontraktilität. Ich beobachtete Exemplare mit einem lang aus dem Hydroecium heraushängenden Stamm und andere, bei denen der Stamm mit allen seinen Anhängen ganz in das Hydroecium eingezogen war.

Am Anfangsteile des Stammes findet sich eine Reihe von Knospen. Auf der Oberseite liegt eine einzige kugelige Knospe (*B*), die Anlage der sekundären heteromorphen Schwimmglocke. Dieser ungefähr opponiert auf der Unterseite des Stammes liegt eine aus Ectoderm und Entoderm bestehende Verdickung (*K.z*), die Urknospe der Stammgruppen. Chun hat die lebenslängliche Persistenz dieser Urknospe für die Monophyiden und Polyphyiden mit aller Schärfe nachgewiesen. Bei allen von mir untersuchten Diphyiden, bei Jugendstadien sowohl als bei erwachsenen Exemplaren fand ich stets diese Urknospe, kann also Chuns Beobachtungen auch für die Diphyiden bestätigen.

In neuerer Zeit sind die Knospungsvorgänge und die Entwicklung der Diphyiden Gegenstand einer Untersuchung von Dr. Fanny Moser geworden. In ihren Arbeiten, auf die ich noch später zurückkommen werde, stellt sie die Existenz einer Urknospe in Abrede.

Hierbei muß ich kurz auf die Entstehung der Stammgruppen zu sprechen kommen. Chun, der die Knospungsvorgänge am Stamm in seiner Monographie über die kanarischen Monophyiden (1892) eingehend beschrieben hat, hat als erster bei den Monophyiden erkannt, und später für die gesamten Calycophoriden verallgemeinert, daß die vier Konstituenten einer Stammesgruppe ursprünglich aus einer einzigen Knospe hervorgehen. Moser kommt über diesen Punkt zu folgenden Resultaten (1911): »Was die Entwicklung der Stammesgruppen anlangt, so fand ich niemals bei den von mir untersuchten Diphyiden, daß die vier Konstituenten einer Stammesgruppe aus einer einzigen Knospe hervorgehen, sondern drei entstehen stets selbständig meist nacheinander (*Diphyes*), selten nebeneinander (*Abyla*, Deckstück und Geschlechtsglocke) am Stamm.«

Diese Resultate von Moser erweisen sich als unhaltbar, sind aber

durch die Beobachtung von lediglich konserviertem Material, bei dem durch Kontraktion diese Verhältnisse sehr schwer erkennbar sind, zu erklären.

Kurz geschildert, entwickeln sich die Stammgruppen der Diphyiden folgendermaßen. Zunächst bildet sich durch Abschnürung von der Urknospe auf der Ventralseite des Stammes ein schlauchförmiges Bläschen (*g'*), welches distalwärts sich zum Stamme neigt. Ich will es Hauptknospe nennen. Auf der Abaxialseite, also der dem Stamme abgewandten Seite dieser Hauptknospe, entsteht nun zwischen Anfang und Mitte eine warzige Erhebung, die Anlage des Fangfadens (Taf. VII, Fig. 3 *t*), und später am proximalen Abschnitte kurz vor der Insertionsstelle der Hauptknospe am Stamm ebenfalls abaxial eine weitere Knospe (Taf. VII, Fig. 3 *br* + *go*), die sich dann später auf einem gewissen, je nach der Spezies verschiedenen Stadium, in die Anlagen von Deckstück und Gonophore differenziert. Meine diesbezüglichen Beobachtungen decken sich darin ganz mit Chuns über die Monophyiden gewonnenen Resultaten.

Wenn nun Moser sagt, drei Knospen entstünden selbständig meist nacheinander, selten nebeneinander, so ist dabei eben von ihr übersehen worden, daß diese Knospen doch sekundäre Produkte der Hauptknospe sind, die ganze Anlage also doch aus ursprünglich einer Knospe, der Hauptknospe, hervorgeht.

Bei dem vorliegenden Stadium ist nur eine Hauptknospe, ein noch einfaches Bläschen (*g'*), vorhanden, welches sich soeben von der Urknospe (*K.z*) abgeschnürt hat. Am Ende des Stammes befindet sich die aus einem Teile des Embryonalkörpers hervorgegangene erstgebildete Stammgruppe. Sie besteht aus einem wohlausgebildeten, der Nahrungsaufnahme fähigem Magenschlauch (*p*), Nesselfaden mit Nesselbatterien (*t*), Deckstück (*br*) und Gonophorenknospe (*go*).

Diese so ganz anders als die folgenden entstandene Stammgruppe hat im Prinzip doch dieselbe Entwicklungsart. Auf der Ventralseite der Planula entstand die Knospe für den Fangfaden und auf der Dorsalseite, noch vor der vollständigen Resorption des Restes des Embryonalkörpers, bildete sich durch Abschnürung einer aus Ectoderm und Entoderm bestehenden Verdickung die gemeinsame Anlage für Deckstück und Gonophore. Also auch hier gehen die verschiedenen Teile der Gruppe aus einer ursprünglich gemeinsamen Anlage, aus dem oralen Teil der Planula, hervor. Beachtenswert jedoch ist, daß hier sich der Fangfaden auf der Ventralseite des Magenschlauches anlegt, demnach, wenn man sich den Stamm über die Primärgruppe hinaus

verlängert denken würde, axial legt, während er bei allen folgenden Stammesgruppen auf der entgegengesetzten, der abaxialen Seite der Hauptknospe angelegt wird.

Das larvale Zweiglockenstadium.

Die primäre, larvale Glocke verändert sich nun nicht weiter, hingegen wächst die Knospe für die obere Schwimmglocke rasch heran, bildet in der beschriebenen Weise Schwimmsack, Ölbehälter und Gefäßapparat. Zwischen Ectoderm und Entoderm wird eine Gallertschicht ausgeschieden, und damit hat sie ungefähr die Gestalt der Oberglocke von *Galeolaria* erreicht. Ihr ganzer Habitus ist nur noch etwas gedrungener und plumper.

Wir haben jetzt das larvale Zweiglockenstadium vor uns, bestehend aus der primären larvalen (*A*) und der sekundären heteromorphen oberen Schwimmglocke (*B*). Die Primärglocke hat eine Größe von ungefähr 2.7—3 mm im Längsdurchmesser, die junge Oberglocke ist jetzt 1.5 mm groß. Die Mündungen beider Glocken sind gleichgerichtet. Exemplare mit entgegengesetzt gerichteten Schwimmglocken, wie sie Chun für *Muggiaea Kochii* beschreibt, und wie ich sie später bei *Diphyes* beobachtete, fanden sich hier nicht.

Verbunden sind beide Glocken durch ein Gefäß, welches sich aus dem proximalen, vom Ölbehälter der Primärglocke bis zur Knospe der sekundären heteromorphen Glocke reichenden Teile des Stammes des Primärglockenstadiums entwickelt hat. Das Verbindungsgefäß geht vom Anfang des Ölbehälters der Primärglocke ab und verläuft durch das Hydroecium derselben bis zum Anfang des Ölbehälters der sekundären heteromorphen Glocke. Mit diesem kommuniziert es, biegt dann aber rechtwinklig nach unten ab, um den noch gemeinsamen Stamm beider Glocken zu liefern. Dieser hat schon eine beträchtlichere Länge. An Stammgruppenknospen haben sich auf der Ventralseite des Stammes von der Urknospe drei abgelöst. Die beiden jüngsten Hauptknospen sind noch einfache, äußerlich undifferenzierte Bläschen (g^1, g^2). Auf der dritten Hauptknospe (g^3) bemerkt man zwei sekundäre Knospen, beide abaxial gelegen. Die eine Knospe am Anfangsteil in der Nähe des Stammes ($br + go$) ist die zunächst gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore. Es ist eine einfache, rundliche, im Innern flimmernde Knospe. Die warzige Erhebung etwas unterhalb ist die Anlage des Fangfadens (t). Die erstgebildete Stammgruppe hat noch keine weiteren Veränderungen aufzuweisen.

Ebenfalls auf der Ventralseite des Stammes, etwas seitwärts ober-

halb der Urknospe liegt eine sehr wichtige Knospe, die Anlage der ersten unteren Schwimmglocke (*C*). An dieser Stelle erfolgt später beim erwachsenen Tiere die Bildung der Ersatzschwimmglocken, deren Wechsel bei *Galeolaria* ja bekanntlich äußerst rege ist.

Hier zeigt sich bei *Galeolaria* im Gegensatz zu den übrigen *Diphyidae superpositae* (nach Chun bestehend aus Galeolarinae, Diphyopsinae und Abylinae) ein wichtiger Unterschied. Bei *Galeolaria* liegt nämlich die Knospungszone für die Schwimmglocken wie die Urknospe der Stammgruppen auf der Ventralseite des Stammes. Bedingt ist dies durch die ganz andersartige Anheftungsart und Lage der unteren Schwimmglocke bei den Galeolaridae.

Das Einglockenstadium.

Hat die zweitgebildete Glocke ungefähr drei Viertel der Größe der primären Glocke erreicht, so erfolgt die Trennung der beiden Glocken. Die junge Oberglocke übernimmt den Stamm mit allen seinen Anhängen und Knospen und wird zum vorläufig alleinigen Lokomotionsapparat der jungen Kolonie. Die abgestoßene Primärglocke lebt noch einige Zeit weiter, bewegt sich auch noch durch lebhafte Pumpbewegungen fort, stirbt aber bald ab. Leider ist es mir trotz meiner Bemühungen nie gelungen, die Trennung der beiden Glocken bei *Galeolaria* beobachten zu können, zumal da sehr wenige Exemplare unversehrt dieses Stadium erreichten. Bei den meisten Larven traten pathologische Veränderungen auf, zum Teil fiel die Primärglocke ab, während die spätere Oberglocke noch eine einfache Knospe oder nur wenig entwickelt war. Sie sanken dann zu Boden, ein Teil entwickelte sich aber doch weiter und die Larven erlangten, nachdem die Oberglocke herangewachsen war, ihre Bewegung wieder; sie unterschieden sich dann in keiner Weise von denen mit normaler Entwicklung. Bei andern fiel ein Teil der Primärglocke ab, und nur der Ölbehälter verblieb am Stamm. Ein derartiges Stadium bildet, ohne den Vorgang zu erwähnen, auch Metschnikoff ab. Diese entwickelten sich ebenfalls später normalerweise weiter.

Vielleicht werden diese Erscheinungen, ebenso wie das vorzeitige Abwerfen oder Nichtausbilden des primären, vergänglichen Deckstückes der Pneumotaphoridenlarven, wie es Woltereck für *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* beschreibt und erklärt (1905), durch Sauerstoffmangel oder durch ungenügende Ernährung hervorgerufen.

Die Trennung der beiden Glocken werde ich später von *Diphyes* beschreiben, deren Glockenwechsel ich zweimal zu beobachten ver-

mochte. Ich will deshalb an dieser Stelle noch nicht auf eine Arbeit von Moser eingehen, worin sie das Auftreten einer Primärglocke bei den Diphyiden bestreitet.

Das letzte von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 3) stellt ein Einglockenstadium dar. Die Oberglocke ist der alleinige Träger der Kolonie; sie hat sich bereits ansehnlich vergrößert und ist auch schlanker geworden. Ihr Ölbehälter ist relativ stärker als der der erwachsenen Glocke und ist noch nicht so gekrümmt. Das Ectoderm der Knospe der unteren Schwimmglocke beginnt sich zum Glockenkern emporzuwölben. Von den Stammgruppenknospen findet sich eine undifferenzierte Hauptknospe (g^1), eine zweite (g^2) mit der Knospe für Deckstück und Gonophore ($br + go$) und der Fangfadenknospe (t). Sodann folgt eine mit Ausnahme der Geschlechtsglocke völlig ausgebildete Stammgruppe. Hier liegt die Fangfadenanlage abaxial, während der Fangfaden bei der nun folgenden erstgebildeten Gruppe, wie schon erwähnt, axial liegt.

Ein weiteres ausgebildeteres Stadium erreichten meine Larven nicht. Die Entwicklung von diesem Stadium ab ist jetzt jedoch lediglich ein Wachsen durch Bildung und Ausbildung von Knospen nach Art der beschriebenen.

Zeitdauer der Entwicklung.

Über die Zeitdauer der Entwicklung seiner Larven macht Metschnikoff unter anderem folgende Angaben. Am Ende des 4. Tages nach der Befruchtung war Planula mit verstärktem Ectoderm am oralen Pol, am Morgen des 5. Tages die Anlage der Schwimmglocke gebildet. Am 17. Tage erreichten die Larven das letzte von ihm beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 1).

Bei meinen Larven nahm die Entwicklung einen wesentlich schnelleren Verlauf. Am 17. Mai fischte ich einige große, noch nicht vollkommen geschlechtsreife Galeolarien. Am 19. Mai vormittags hatten sich die ersten Stammgruppen mit fast reifen Gonophoren abgelöst; am nächsten Tage bemerkte ich die ersten freien Gonophoren mit nunmehr reifen Geschlechtsprodukten. Am Mittag dieses Tages setzte ich meine Kulturen an. Am Morgen des nächsten Tages fand ich bereits bis zur Planula entwickelte Larven. Am 3. Tage beobachtete ich das Stadium von Fig. 1, Metschnikoffs Stadium des 5. Tages. Am 6. Tage erreichten meine Larven das Stadium, welches bei Metschnikoff die Larven am 11. Tage hatten. Am 10. Tage hatten einige Larven die primäre Schwimmglocke abgestoßen. Von da ging die

Weiterentwicklung langsamer vor sich. Das zuletzt von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 3) wurde am 21. Tage erreicht.

Der Unterschied in der Zeitdauer der Entwicklung ist auffallend. Leider gibt METSCHNIKOFF nicht die Jahreszeit an, in der er seine Galeolarien züchtete. Ende Mai, als ich die Entwicklung beobachtete, war es schon beträchtlich warm.

Ich will an dieser Stelle noch ein Datum, welches GEGENBAUR über die Zeitdauer der Entwicklung von *Diphyes Sieboldii* angibt, anführen. GEGENBAURS Untersuchungen wurden im Februar und März in Messina bei einer verhältnismäßig niedrigen Temperatur, durchschnittlich + 7° Reaumur angestellt. Das Stadium, welches meine Galeolarialarven am 5. Tage erreichten, hatten bei ihm die Diphyeslarven erst am 10. Tage erlangt.

Der Unterschied in der Zeitdauer der Entwicklung ist wohl hauptsächlich auf den beschleunigenden Einfluß, den die höhere Wassertemperatur meiner Kulturen auf das Wachstum der Larven ausübte, zurückzuführen.

II. Diphyes Sieboldii Köll.

Historisches.

Eine Schilderung der jüngsten Entwicklungsstadien von *Diphyes Sieboldii* Köll. gibt GEGENBAUR (1854), der erste, dem es gelang, Siphonophoren zu züchten. Seine Larven ähneln sehr den bisher bekannt gewordenen Entwicklungsformen der Calycophoriden. GEGENBAURS Untersuchungen reichen bis zu einem Stadium, bei welchem die primäre Schwimmglocke noch nicht vollkommen ausgebildet ist, und der äußerlich noch nicht differenzierte Rest des Embryonalkörpers als Anhang im Hydroecium der Glocke liegt. Irrtümlicherweise hält GEGENBAUR die erstgebildete Schwimmglocke für die untere Schwimmglocke. Aus dem Reste des Embryonalkörpers bildet sich nach seiner Ansicht der Ölbehälter der Oberglocke.

Eine sich den letzten GEGENBAURschen Stadien anschließende Larve beschreibt CLAUS (1863). Die von ihm im Plankton gefundene Larve ist nach seiner Abbildung unzweifelhaft eine Calycophoridenlarve, ob von *Diphyes*, läßt sich nach Abbildung und Beschreibung nicht entscheiden. Die vielen, von ihm beschriebenen knospenähnlichen Auftreibungen am Embryonalkörper, die sich bei keiner bekannten Calycophoridenlarve finden, sind wahrscheinlich Verletzungen, die durch den Fang verursacht wurden. Die erstgebildete Schwimm-

glocke hält er im Gegensatz zu Gegenbaurs Anschauungen für die entstehende obere. Die großen Verschiedenheiten in Gestalt und Gefäßverlauf zwischen beiden Glocken würden sich nach seiner Meinung bei fortschreitendem Wachstum ausgleichen. Richtig erkennt er, daß entgegen Gegenbaurs Vermutung der Rest des Embryonalkörpers den Stamm mit seinen Anhängen bilden wird.

In neuester Zeit erschienen über die Entwicklung der Diphyiden die schon erwähnten Moserschen Arbeiten. In ihrer letzten Arbeit (1912) stellt sie eine Reihe von Entwicklungsstadien, sämtlich jugendliche Einglockenstadien, von *Diphyes dispar* Cham. et Eys. zusammen, beschreibt sodann noch Jugendstadien von *Diphyes chamissonis* Huxley, *Dimophyes arctica* Chun und *Abyla pentagona* Gegenb. und kommt nach Betrachtung aller dieser Stadien zu dem Schluß, den von Chun vorausgesagten larvalen Glockenwechsel der Diphyiden für unmöglich zu erklären, und den von demselben Forscher untersuchten und beschriebenen larvalen Glockenwechsel der Monophyiden anzuzweifeln. Da diese Untersuchungen im Gegensatz zu Chuns Befunden und den Resultaten der vorliegenden Arbeit stehen, werde ich ausführlicher auf sie zurückkommen.

Das larvale Zweiglockenstadium.

Eine Züchtung wie bei *Galeolaria* gelang mir bei *Diphyes* leider nicht. Bei dem spärlichen Material war es schwer, gleichzeitig reife Eudoxien beiderlei Geschlechts zu bekommen. Außerdem mußte ich die Beobachtung machen, daß von allen Siphonophoren, die ich in Gläsern hielt, die Eudoxien von *Diphyes* am schwierigsten am Leben zu erhalten waren. Eudoxien in meinen Glasbehältern zur Geschlechtsreife zu bringen, war mir ganz unmöglich. Ich mußte mich also auf das Auffinden von Larven im Plankton verlassen. Immerhin bin ich imstande, auf Grund dieser Funde und mit Hinzuziehung der Beobachtungen der erwähnten Autoren ein Bild der Entwicklung dieser Siphonophore geben zu können.

Ende Mai fand ich zuerst einige Larven. Diese Stadien bestanden aus der ausgebildeten primären Glocke und einer Stammesgruppe, das der Abbildung von *Galeolaria* Taf. VII, Fig. 1 entsprechende Stadium. Es schließt sich den ältesten Larven von Gegenbaur und der von Claus an.

Die pirmäre larvale Glocke ist etwas kleiner und schlanker als die von *Galeolaria*; im übrigen aber ähnelt sie dieser und auch der Primärglocke von *Muggiaea* auffallend. Der Ölbehälter ist schlanker,

etwas gebogen und mehr keulenförmig gestaltet. Der Gefäßverlauf im Schwimmsack ist gleich dem der beiden erwähnten Primärglocken.

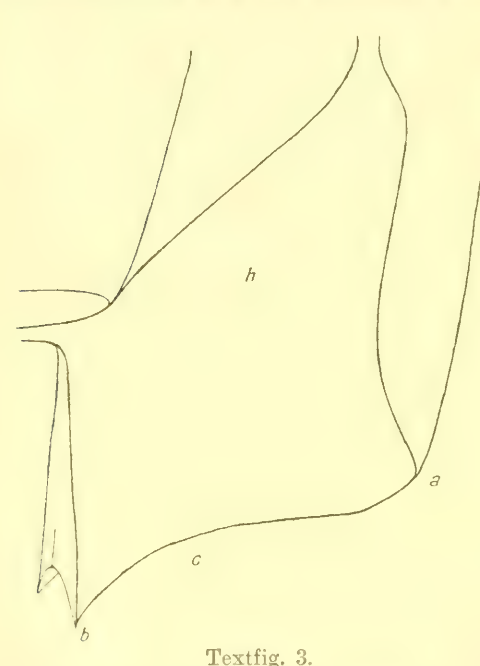
Ich fand vier Exemplare dieser Larven; da ich vermutete, Entwicklungsstadien von *Diphyes* vor mir zu haben, worin mich die Prüfung und der Vergleich der Nesselbatterien bestärkte, versuchte ich, die Larven in einem gut durchlüfteten Glase weiter zu züchten. Nur eine Larve blieb am Leben; am folgenden Morgen hatte die Knospe der zweiten Schwimmglocke bereits die schlanke Gestalt der Diphyidenoberglocke angenommen. Am 4. Tage hatte sie eine Größe erreicht, die vermuten ließ, daß die Trennung beider Glocken sehr bald erfolgen würde.

Ich untersuchte deshalb die Larve jetzt genauer, was ich vorher, um nicht ihre Entwicklung zu stören, hatte unterlassen müssen. Die Primärglocke war 2 mm lang, die sekundäre heteromorphe Glocke 1,5 mm. Die Mündung der Schwimmsäcke beider Glocken waren gleichgerichtet. Auch dieses Stadium ähnelt sehr dem analogen von *Galeolaria*. Das Verbindungsgefäß beider Glocken entspringt vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters, tritt in das Hydroecium der Primärglocke und verläuft ziemlich wagerecht im flachen Bogen durch dasselbe in das noch wenig ausgebildete Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke, kommuniziert mit dem oberhalb des Hydroeciums auf dem Verbindungsgefäß aufsteigenden Ölbehälter, während die Fortsetzung des Gefäßes den gemeinsamen Stamm beider Glocken liefert.

Die sekundäre heteromorphe Glocke hat im allgemeinen bereits den Habitus der erwachsenen Glocke. Da ihr die starke Gallertschicht noch fehlt, ist ihr Aussehen zart. Der Ölbehälter (*c.ol*), der bei dem Stadium des vorhergehenden Tages noch kurz und gleichmäßig zylinderförmig gestaltet war, nähert sich in der Gestalt dem ausgewachsenen, ist aber weniger voluminös, etwas kürzer und ohne die starke Verengung am Anfangsteil. Man bemerkt an ihm die charakteristische entodermale polyedrische Zellauskleidung. Die Zellen sind noch ziemlich klein, an beiden Seiten erscheinen sie streifenartig angeordnet. Der Schwimmsack gleicht dem der erwachsenen Glocke. Er ist noch unwickelter und, da die Glocke wegen der fehlenden Gallerte durchsichtiger erscheint, tritt seine circuläre Muskulatur schärfer hervor, was allen jungen Siphonophorenglocken ein charakteristisches Aussehen verleiht.

Der Stamm (*tr*) ist noch sehr kurz. Er pendelt im Hydroecium der larvalen Glocke herab. An seinem Anfangsteil beobachtet man die

zwei Knospungszonen, deren Lage abweichend von der bei den Galeolariden ist. Der Grund wurde schon bei *Galeolaria* erwähnt. Hier liegt die Knospungszone der Stammgruppen (*K.z*) auf der Ventralseite, der der larvalen Glocke zugekehrten Seite des Stammes. Auf der entgegengesetzten Seite, der Urknospe der Stammgruppe nicht ganz opponiert, etwas links, liegt die Knospungszone der Glocken. Bei dem vorliegenden Stadium ist eine Knospe ausgebildet (*C*), eine kugelige, kurz gestielte, bei der sich das Ectoderm zum Glockenkern emporzuwölben beginnt. Es ist die Anlage der unteren Glocke.



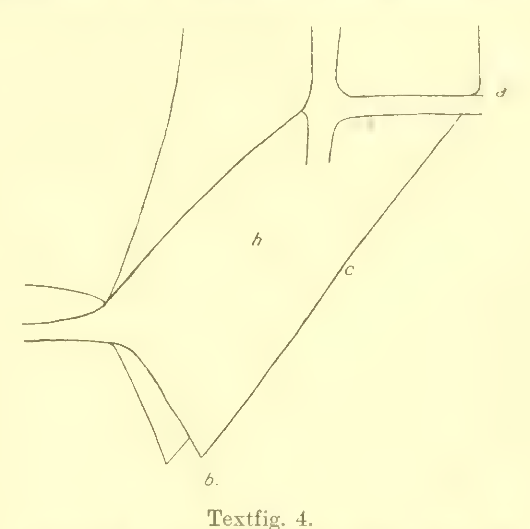
Textfig. 3.

Hydroecium der erwachsenen Oberglocke von *Diphyes Sieboldii*. Schematisiert. (*h*, Hydroecium.)

Die Urknospe der Stammgruppen ist auch hier eine wulstartige, aus Ectoderm und Entoderm bestehende Verdickung des Stammes. Drei Hauptknospen haben sich bereits von der Urknospe losgelöst. Die beiden jüngsten sind einfache Bläschen (g^1, g^2), ohne jede weitere Differenzierung. Auf der Abaxialseite der dritten Hauptknospe (g^3) ist die erste Nebenknospe, die Anlage des Fangfadens (*t*), gebildet. Die vierte Gruppe ist die aus dem Embryonalkörper hervorgegangene. Sie ist vollkommen ausgebildet, bis auf die noch unentwickelte Gonophore. Der Fangfaden liegt auch hier, wie schon bei *Galeolaria* hervorgehoben wurde, allen übrigen Stammesgruppen opponiert auf der Axialseite des Magenschlauches.

Das Bemerkenswerteste an der heteromorphen sekundären Glocke ist die von dem Hydroecium der ausgewachsenen Glocke vollständig abweichende Gestalt ihres Hydroeciums. Zur Charakterisierung der hauptsächlichsten Unterschiede bilde ich nebenstehend die Hydroecien beider Glocken schematisiert ab. Bei der ausgewachsenen Oberglocke von *Diphyes* dient das Hydroecium (Fig. 3) in erster Linie zur Ein-

fügung der Unterglocke und sodann bei eventuellem Fehlen der Unterglocke zum Schutz des für die Existenz der gesamten Kolonie so überaus wichtigen oberen Stammabschnittes. Es ist hier tief und becherförmig gestaltet. Das Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums (Fig. 4) ist gänzlich anders. Es liegt ja auch auf der Hand, daß, wenn schon das tiefe, geschlossene Hydroecium der erwachsenen Glocke gebildet wäre, ein natürlicher und fester Zusammenhang beider Glocken durch das Verbindungsgefäß unmöglich wäre. Das Hydroecium ist hier sehr flach und noch gänzlich unausgebildet. Die Kante *a*, die die beiden Ecken der hinteren Begrenzungsfläche des Hydroeciums miteinander verbindet, liegt bei der erwachsenen Glocke sehr tief, in ungefähr gleicher Höhe wie die andern nach unten abschließenden Ecken und Kanten. Bei der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums dagegen ist diese hintere am Ölbehälter liegende Fläche stark verkürzt, und die Kante *a* liegt infolgedessen sehr hoch, ungefähr in der Höhe des Anfangs des Ölbehälters, der auch hier ziemlich emporgeschoben ist, weit über dem Velum. Hierdurch ist es dem Verbindungsgefäß ermöglicht, in das Hydroecium einzutreten. Auf der entgegengesetzten Seite ist das Hydroecium nicht geschlossen, sondern besitzt einen bei der jugendlichen Glocke ziemlich tiefen Ausschnitt. Die beiden dadurch gebildeten Zacken *b* liegen bei der erwachsenen Glocke nur etwas tiefer als die Kante *a* links seitwärts unter dem Velum. Bei der jungen Glocke sind die beiden Zacken kleiner und liegen nicht unter dem Velum, sondern sind nach rechts gerückt. Die Kanten *c*, die die beiden andern Begrenzungsflächen des Hydroeciums abschließen, liegen bei der erwachsenen Glocke beinahe wagerecht, während sie bei dem unausgebildeten Hydroecium der Jugendglocke von *b* aus in einem Winkel



Textfig. 4.

Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums von *Diphyes Sieboldii*. Schematisiert. *h*, Hydroecium.

von ungefähr 60° aufwärts steigen. Alle diese Abweichungen, die sich beim Wachstum ausgleichen, ermöglichen die Verbindung der heteromorphen Glocke mit der Primärglocke.

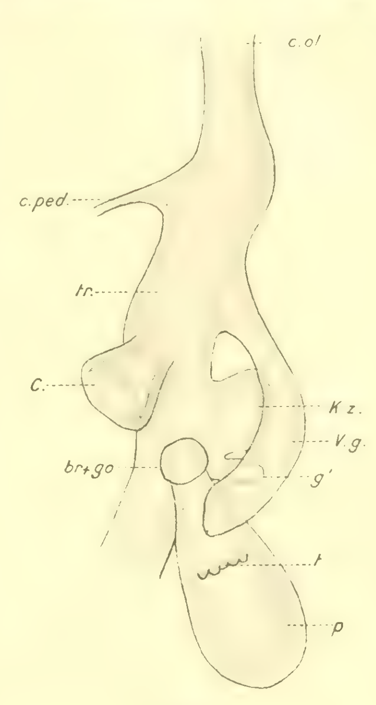
Trennung der beiden Glocken.

Nachdem ich dieses larvale Zweiglockenstadium einige Zeit beobachtet hatte, erfolgte die Trennung beider Glocken. Unter lebhaften Pumpbewegungen der Glocken riß plötzlich das Verbindungsgefäß, wodurch die Glocken getrennt wurden. Die Stelle des Risses lag in diesem Falle kurz vor der Einmündungsstelle des Verbindungsgefäßes in den Ölbehälter der sekundären heteromorphen Glocke. Das Verbindungsgefäß verblieb an der Primärglocke, schrumpfte sehr schnell zusammen und lag dann knäuelartig kontrahiert im Hydroecium der Primärglocke am Anfangsteil des Ölbehälters. Die durch die Trennung am Stamm verursachte Verletzung schließt sich sehr schnell und ist nach einiger Zeit nicht mehr zu erkennen. Nach der Trennung schwimmt auch die Primärglocke weiter, stirbt aber nach einiger Zeit ab. Derartig abgeworfene Primärglocken fanden sich öfters noch lebend im Plankton.

Die Trennung der Glocken kann jedoch auch an anderer Stelle erfolgen. Dies zeigte mir ein schon größeres Exemplar des Einglockenstadiums von *Diphyes*, welches ich einige Zeit später im Plankton fand, und dessen Stammanfang ich in Fig. 5 abbilde. Hier hat die Loslösung an der Einmündungsstelle des Verbindungsgefäßes in den Ölbehälter der primären larvalen Glocke stattgefunden, das Verbindungsgefäß hatte sich bis zu diesem Stadium, wenn auch etwas geschrumpft, erhalten. Man sieht es auf der Abbildung über der Urknospe der Stammgruppen liegen (*V.g*). Chun hält diese Art der Trennung für die normale und vertritt die Ansicht, daß die Resorption des Verbindungsgefäßes sehr schnell stattfindet (1913). Der vorliegende Fall scheint also nicht normal zu sein, denn die Beobachtung, die ich an einem zweiten Zweiglockenstadium von *Diphyes* machte, deckt sich mit den Angaben Chuns. Hier erfolgte die Trennung vor dem Anfange des Ölbehälters der larvalen Primärglocke; am folgenden Tage war das Verbindungsgefäß resorbiert und nichts mehr von ihm zu erkennen. Bei diesem Stadium lagen übrigens, wie Chun auch für *Muggiaea Kochii* angibt, beide Glocken in entgegengesetzter Richtung.

Bevor ich die weiteren Entwicklungsstadien von *Diphyes* beschreibe, muß ich näher auf die erwähnten Moserschen Arbeiten eingehen. Nach ihren Untersuchungen an konservierten jugendlichen Einglockenstadien

hält sie den larvalen Glockenwechsel bei den Diphyiden für unmöglich. Sie begründet ihre Ansicht hauptsächlich durch das tiefe, dorsal geschlossene Hydroecium der jungen Oberglocke, durch welches dem starken Verbindungsgefäß keine Möglichkeit in das Hydroecium einzutreten, gegeben sein sollte, sodann dadurch, daß »das junge Primärkormidium stets der Hydroeciumkuppe ansitzt« (1912). Was das Hydroecium anbelangt, so hat sie nicht berücksichtigt, daß sie immerhin schon relativ weit vorgeschrittene Entwicklungsstadien vor sich hatte, welche die Möglichkeit einer Veränderung des Hydroeciums nach dem Loslösen von der Primärglocke nicht ausschließen. Man denke z. B. nur an analoge Veränderungen, die das Deckstück und der Ölbehälter von *Diphyes* nach der Loslösung vom Stamme durchmachen. Beim zweiten Punkte hat sie nicht berücksichtigt, daß sie doch konservierte Stadien vor sich hatte, deren Stammanfang stets stark kontrahiert ist. Sodann macht sie geltend, daß sie nie den abgerissenen Stummel des Verbindungsgefäßes an der Stammwurzel hätte finden können, oder nie die Stelle, an der er gesessen hat, nachweisen konnte. Dieser Einwand wird durch das vorher Gesagte, nämlich daß das Verbindungsgefäß schnell resorbiert wird, zuweilen aber auch noch später nachweisbar ist, und daß dieses auch an der Primärglocke verbleiben kann, hinfällig.



Textfig. 5.

Anfangsteil des Stammes von *Diphyes Sieboldii*. *c.ol.*, Anfang des Ölbehälters; *c.ped*, zum Schwimmsack abgehendes Gefäß; *tr*, Stamm; *C*, Knospe der Unterglocke; *Kz*, Urknospe der Stammgruppen; *g'*, erste Hauptknospe; *br + go*, gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore; *t*, Anlage des Tentakels; *p*, Anlage des Magenschlauchs; *V.g*, Verbindungsgefäß.

Auch andre Beobachtungen, die Moser gemacht hat, sind nicht zutreffend. So fand sie für die Oberglocke der Diphyiden niemals eine Ersatzknospe. Sie schließt nun daraus, daß ein Ersatz der oberen Glocke durch identische Reserveglocken bei den Diphyiden nicht stattfindet. Die von Chun und Gegenbaur beobachteten Knospen von

Ersatzoberglocken hält sie für verkannte Unterglockenknospen. Nun ist es nicht schwer, Knospen von Ober- und Unterglocken auseinander zu halten. Die Oberglocken besitzen einen Ölbehälter und einen meist komplizierteren Gefäßapparat als die Unterglocken. Dies prägt sich schon an der Knospe aus. So läßt die Abbildung CHUNS (1885), die er von den Knospen der Ersatzglocken von *Diphyes turgida* gibt, deutlich erkennen, daß die größte Knospe, bei der sich schon deutlich die Anlage eines Ölbehälters und der charakteristische Gefäßverlauf der Oberglocke zeigt, bestimmt ist, zu einer Oberglocke heranzuwachsen, während die beiden übrigen Unterglocken werden würden. Mir gelang es, die Beobachtungen CHUNS in einem Falle bei *Diphyes subtilis* zu bestätigen. Bei dieser äußerst zarten Diphyide trennen sich die beiden Glocken so leicht, daß es sehr schwierig ist, ein unversehrtes Exemplar zu erhalten. Man findet häufig teils Ober-, teils Unterglocken im Plankton. Meist verbleibt der Stamm an der Oberglocke. Einmal fand ich jedoch eine Unterglocke mit einem kurzen Stammanhang und daran eine deutlich erkennbare Knospe für eine obere Ersatzglocke.

Das Einglockenstadium.

Über die Weiterentwicklung von *Diphyes Sieboldii* geben zwei Stadien Aufschluß, die ich einige Tage später im Plankton fand. Beide stellen ein Einglockenstadium dar (Taf. VII, Fig. 5). Das jüngste hat eine Glocke von 2,6 mm im Längsdurchmesser, ist also immerhin schon beträchtlich größer, als es die sekundäre Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums war. Der Habitus ist jetzt schon fast der der erwachsenen Glocke. Auffallend ist, daß sich bei *Diphyes Sieboldii* eine Zähnelung der Kanten, die doch bei den Diphyiden so häufig und besonders bei Jugendstadien fast konstant zu sein scheint, nie bei jungen Exemplaren finden ließ. Der Ölbehälter, dem der Öltropfen noch fehlt, und der Schwimmsack haben ihre definitive Gestalt angenommen. Auch das Hydroecium hat sich bereits wesentlich verändert. Durch Verlängerung der begrenzenden Flächen ist es bedeutend vertieft. Die in der vorhergehenden Beschreibung mit *a* bezeichnete Kante ist bereits unter die Höhe des Velums herabgedrückt, die Zacken *b* liegen etwas tiefer und schon senkrecht unter der Einmündungsstelle des vom Ölbehälter kommenden Gefäßes in den Schwimmsack. Die Kante *c* steigt jetzt nur noch in einem Winkel von ca. 40°.

Die Knospe der unteren Schwimmglocke (*C*) hat an Größe etwas zugenommen, verhältnismäßig weniger aber als alle übrigen Teile. Diese langsame Entwicklung der Diphyiden-Unterglocke findet viel-

leicht, wie bereits MOSER betonte, eine Erklärung darin, daß hier die Oberglocke der hauptsächlichste Lokomotionsapparat der Kolonie ist.

Von der der Glockenknospe opponiert liegenden Urknospe der Stammgruppen (*K.z*) haben sich eben zwei Hauptknospen abgelöst. An der dritten hat sich die gemeinsame Knospe für Deckstück und Gonophore (*br* + *go*) und die Anlage des Fangfadens (*t*) gebildet. Dann folgt eine beinahe ausgebildete Stammgruppe mit noch unentwickeltem Deckstück (*br*) und Gonophore (*go*). Die letzte, die älteste Gruppe, ist die aus dem Embryonalkörper hervorgegangene.

Das nächste, etwas größere Stadium mit einer Länge der Oberglocke von $3^1/_2$ mm wies keine weiteren bemerkenswerten Änderungen der Gestalt auf. Das Hydroecium hatte seine definitive Gestalt erreicht. Die Urknospe der Stammgruppen war stark vergrößert und in Annäherung an ihre spätere Gestalt wulstartig vorgebuchtet.

III. Abyla pentagona Eschsch.

Historisches.

Entwicklungsstadien von *Abyla pentagona* sind bis jetzt selten gefunden worden: die Entwicklung vom Ei an ist überhaupt noch nicht beobachtet worden. BUSCH beschrieb 1851 irrtümlicherweise Entwicklungsstadien von *Abyla*, Stadien mit oberer, noch unentwickelter Schwimmglocke, als eigne Spezies und zwar als *Aglaisma cuboides*.

Die Zugehörigkeit dieser *Aglaisma*-Form zur *Abyla pentagona* erkannte später LEUCKART (1853). Er beschrieb nach eignen Funden mehrere solche Stadien, welche er wohl für Entwicklungsstadien, jedoch für keine normalen, regelrechten, sondern für verstümmelte hielt. Er begründet dies: »Daß die *Aglaisma*-Form mit der normalen und regelmäßigen Entwicklung unserer *Abyla*-Arten nichts zu tun haben, geht auch aus der Beobachtung von GEGENBAUR hervor, daß sich bei den Diphyiden die hintere Schwimmglocke früher am Stamm entwickelt als die vordere, die bei den *Aglaisma*-Arten ständig vorhanden ist.« Diese, auf dem Irrtum von GEGENBAUR basierende Beobachtung ist nicht richtig, insofern die von ihm beschriebenen Stadien der normalen Entwicklung von *Abyla* angehören. LEUCKART beobachtete Stadien mit junger Oberglocke, einem Magenschlauch und zuweilen mit Knospe für die untere Glocke und Stadien mit schon ziemlich entwickelter unterer Glocke und mehreren Magenschläuchen.

Das jugendliche Einglockenstadium von *Abyla pentagona* wurde in letzter Zeit noch einmal von MOSER beschrieben und abgebildet (1912).

Das Einglockenstadium.

Mir gelang es nun leider nicht, andre Stadien als junge Einglockenstadien aufzufinden, und alle Züchtungsversuche mißglückten zum größten Teil wegen des unzureichenden Materials. Dennoch möchte ich nicht unterlassen, meine Stadien genauer zu beschreiben, da ich auf einige Punkte hinzuweisen vermag, die von den früheren Beobachtern unbeachtet blieben, und die wichtige Schlüsse auf die vorhergehende Entwicklung zulassen.

Das jüngste von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 6) war etwa 1,6 mm lang und 1,3 mm breit. Die Schwimmglocke besitzt im allgemeinen den Bau der ausgewachsenen *Abyla*-Oberglocke. Sie zeichnet sich durch besonders starke Zähnelung an allen Kanten aus. Im Hydroecium der Glocke liegt der ziemlich kurze Stamm mit der ersten Stammgruppe, bestehend aus Freßpolyp mit Fangfaden und der noch nicht geteilten Anlage von Deckstück und Gonophore. Die Knospe für die untere Schwimmglocke, die sich bei *Galeolaria* und bei *Diphyes* schon am Stamm des larvalen Zweiglockenstadiums findet, ist hier noch nicht zu bemerken. Auch Stammesgruppenknospen sowie die Urknospe haben sich noch nicht gebildet.

Der Ölbehälter (*c.ol*) ist unverhältnismäßig klein. In der erwachsenen Glocke nimmt er fast den gesamten Raum neben dem Schwimmsack über dem Hydroecium ein. Auch seine Form gleicht noch nicht der definitiven. Der Ölbehälter von *Abyla* ist ein dickes, kugelförmiges Organ, das an seinem oberen Ende in einen stielartigen, im distalen Abschnitt durch den voluminösen Öltropfen aufgetriebenen Fortsatz ausläuft, welcher seitwärts, unterhalb der höchsten Wölbung des Ölbehälters ansetzt; am unteren Ende besitzt er noch eine kegelförmige Verlängerung. Der Ölbehälter der Jugendform hat fast die Gestalt einer dickbauchigen Flasche. Der untere kegelförmige Abschnitt ist noch nicht gebildet, und der den Öltropfen enthaltende Teil ist noch nicht stielartig abgesetzt. Der Schwimmsack ist schlank und fast gleichmäßig zylinderförmig.

Das Hydroecium (*h*) ist ganz auffallend verschieden von dem der erwachsenen Glocke. Bei letzterer ist es sehr tief und allseitig geschlossen und dient zur Einfügung der unteren Glocke. Sein Längsdurchmesser liegt in derselben Richtung wie die Längsachse der Glocke. Diese Lage ist bei der jungen Glocke verschoben, so daß hier der Durchmesser des Hydroeciums die Längsachse der Glocke unter einem Winkel von etwa 40° schneidet. Hierdurch ist bei der jungen Glocke die Öff-

nung des Hydroeciums nach der dem Schwimmsack abgewandten Seite ausgezogen und die begrenzenden Seitenflächen springen auf dieser Seite stark vor, so daß dadurch das Hydroecium wesentlich verflacht ist. Von diesen Seitenflächen ist die äußerste, die dem Schwimmsack abgewandteste nicht geschlossen, sondern besitzt ähnlich dem *Diphyes*-Hydroecium einen tief hinaufreichenden Ausschnitt.

Bei fortschreitendem Wachstum tritt nun, wie ich an fortgeschritteneren Stadien beobachten konnte, eine allmähliche Annäherung an die definitive Gestalt ein. Der starke seitliche Vorsprung geht mehr und mehr zurück, und damit vertieft sich auch das Hydroecium. Der Ausschnitt der äußeren Seitenfläche verkleinert sich allmählich ebenfalls.

Ein andrer, von den früheren Beobachtern übersehener Umstand ist die Lage des Tentakelapparates (*t*). LEUCKART bildet die Lageverhältnisse zwar richtig ab, erwähnt aber nicht, daß hier eine Abweichung von der Stellung bei den übrigen Gruppen vorliegt. Wir haben bei *Galeolaria* und bei *Diphyes* gesehen, daß der Tentakelapparat der erstgebildeten Stammgruppe, die aus embryonalen Zellen hervorgeht, nicht wie bei allen folgenden Gruppen auf der abaxialen Seite, sondern auf der Axialseite des Freßpolypen liegt. Nun zeigte es sich, daß bei den von mir untersuchten Einglockenstadien von *Abyla* der Tentakelapparat der einzigen Stammgruppe auf der Axialseite des Magenschlauches liegt (zur Erklärung der Abbildung sei hinzugefügt, daß bei *Diphyes* und *Galeolaria* die Ventralseite des Stammes dem Schwimmsack der Oberglocke abgewandt ist, bei *Abyla* dagegen dem Schwimmsack zugekehrt ist).

Aus diesen beiden Tatsachen lassen sich einige Schlüsse auf die vorhergehende Entwicklung ziehen. Aus beiden ersieht man zunächst, daß die Anordnung der einzelnen Knospen an der Planula von *Abyla* die gleiche sein wird, wie bei den andern Calycophoriden, deren Entwicklung bekannt ist. *Abyla* wird also in den Anfangsstadien mit hoher Wahrscheinlichkeit denselben Entwicklungstyp durchlaufen.

Die Veränderung des Hydroeciums von *Abyla* gleicht jener von *Diphyes* nach der Ablösung von der Primärglocke auffallend. Das abgebildete Stadium von *Abyla* ist das jüngste der von mir aufgefundenen. Man vermag sich indessen wohl vorzustellen, daß auf noch früheren Stadien eine Anheftung der jungen Oberglocke an eine primäre larvale Glocke sehr wohl möglich wäre.

Die ganze Entwicklung des Hydroeciums und die Lage des Fangfadens weist auf eine weitgehende Analogie in der Entwicklung mit den

andern Calycophoriden hin, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheinen wird, daß sehr wahrscheinlich der Oberglocke von *Abyla* eine primäre larvale Glocke vorausgeht, und die Entwicklung von *Abyla* wenigstens in den Grundzügen dieselbe ist, wie die der bisher untersuchten Calycophoriden.

Die hiermit scheinbar im Widerspruch stehende Kürze des Stammes, die auch MOSER als Beweis für das Nichtvorhandensein eines larvalen Glockenwechsels anführt, läßt sich zwanglos erklären. Die sekundären Schwimmglocken der vier Calycophoriden, von denen ein larvales Zweiglockenstadium bekannt ist, besitzen in ihrem Schwimmsack ein stark entwickeltes, energisch wirkendes Organ, welches durch seine lebhaften Pumpbewegungen das Zerreißen des ziemlich kräftigen Verbindungsgefäßes begünstigt. Bei der Oberglocke von *Abyla* ist der Schwimmsack weniger ausgebildet. Die Unterglocke ist der hauptsächlichste Lokomotionsapparat der Kolonie. Das vielleicht dünnere und zartere Verbindungsgefäß sitzt infolgedessen direkt vor dem Ansatz des Saugmagens, so daß die Trennung hier durch Kontraktion des Stammes erleichtert wird.

Ginge der Oberglocke keine larvale Primärglocke voraus, so wäre es, da doch die gleiche Lage der Knospen auf der Planula vorauszusetzen ist wie bei den andern Calycophoridenlarven, fast unmöglich, daß die erste Stammgruppe derartig in das Hydroecium der jungen Oberglocke verlagert würde, und es wäre überhaupt schwer erklärbar, wie die Bildung der Oberglocke in einem Zusammenhang mit dem Embryonalkörper vor sich gehen sollte.

Die Urknospe der Stammgruppen und die Knospe der unteren Glocke scheinen sich, wie aus LEUCKARTS Beobachtung hervorgeht, erst auf einem verhältnismäßig späteren Stadium zu bilden.

Es sei übrigens hier bemerkt, daß bei der erwachsenen *Abyla* und auch bei allen andern Diphyiden die Knospungszone stark gekrümmt und vom Stamm abgesetzt ist. Am untersten Ende der Krümmung liegt die Urknospe, woran sich dann eine große Zahl dicht nebeneinander sitzender Hauptknospen anschließt.

In den Hauptknospen aller Calycophoriden, welche Eudoxien bilden, sind übrigens nicht nur die Abkömmlinge der Stammgruppe, sondern auch alle Gonophoren der späteren Eudoxie enthalten. Die Eudoxien der Monophyiden und Diphyiden bilden bekanntlich nach CHUNS Knospungsgesetz eine Reihe von Gonophoren aus, die sich von einer zeitlebens persistierenden Urknospe in regelmäßigem Wechsel nach links und rechts alternierend, abschnüren. Diese Stellung der

Gonophoren zeigt die Abbildung einer Eudoxie von *Abyla* (Taf. VII, Fig. 7), die hier, abweichend von dem sonstigen Verhalten dieser Eudoxien, welche stets abwechselnd männliche und weibliche Gonophoren ausbilden, zwei weibliche Gonophoren angelegt hat.

Zusammenfassung. Der Entwicklungstyp der Calycophoriden.

Die hauptsächlichsten in dieser Arbeit gewonnenen Resultate lassen sich dahin zusammenfassen, daß von den Diphyidae superpositae zwei Unterfamilien, die Galeolarinae und die Diphyopsinae, eine überraschend ähnliche Entwicklung durchlaufen, und daß dasselbe mit großer Wahrscheinlichkeit auch für die dritte Unterfamilie, die Abylinae, anzunehmen ist.

Von den Monophyiden ist die Entwicklung von einigen Vertretern der Unterfamilie der Cymbonectinae bekannt, und zwar von *Muggiaea Kochii* durch Chun und *Cymbonectes Huxleyi* durch Haeckel (1888). Diese Monophyiden durchlaufen ebenfalls mit auffallender Übereinstimmung dieselbe Art der Entwicklung mit einziger Ausnahme, daß, da sie ja nur eine Glocke besitzen, die nach Chuns Untersuchungen niemals durch identische Ersatzglocken verdrängt wird, die Knospungszone für die Ersatzglocken wegfällt. Über die Entwicklung der Sphaeronectinae ist noch nichts bekannt geworden.

Mit der Entwicklung der dritten Familie der Calycophoriden, der Polyphyiden, hat uns Chun durch seine Untersuchungen über die Entwicklung von *Hippopodius luteus* bekannt gemacht (1913). Von Abweichungen, die sich auf die Gestalt der Primärglocke beziehen, abgesehen, haben wir auch hier dieselbe Art der Entwicklung vor uns.

Für alle diese Calycophoriden läßt sich nun folgender Typ der Entwicklung aufstellen, der vielleicht für alle Calycophoriden gültig sein wird.

Die aus den Gonophoren freigewordenen Sexualprodukte liefern nach ihrer Vereinigung durch totale Furchungen eine bipolare Planula. Beide Pole liegen nicht einander opponiert, sondern der aborale Pol hat eine Drehung von 90° erfahren. Am oralen Pol entwickelt sich die Primärstammgruppe, am aboralen zunächst die Primärglocke. Zwischen beiden bildet sich der Stamm, die Proliferationszone der Kolonie. Am Stamm knospen die übrigen Anhänge, die Stammgruppen, die aus der Urknospe hervorgehen und die sekundäre heteromorphe Glocke, die herangewachsen die Primärglocke verdrängt.

Bei den Monophyiden ist damit die Entwicklung abgeschlossen. Bei den Diphyiden und Polyphyiden tritt zur Urknospe noch eine

weitere Knospungszone, die zunächst die Unterglocke und sodann die Ersatzglocken bildet.

Der von Chun gegebenen Definition der Monophyiden, Diphyiden und Polyphyiden könnte man hinzufügen: Der Stamm der Monophyiden besitzt eine Knospungszone, die Urknospe der Stammgruppen. Der Stamm der Diphyiden und Polyphyiden besitzt zwei Knospungszonen, die Urknospe der Stammgruppen und die Knospungszone für die Unterglocke und die Ersatzglocken.

Die Bedeutung der Primärglocke.

Auffallend ist, daß bei den Larvenformen aller Monophyiden und Diphyiden, deren Entwicklung bekannt ist, eine große Übereinstimmung vorhanden ist, die nicht nur durch dieselbe Art der Entwicklung, sondern auch durch die überraschende Ähnlichkeit der Primärglocken ausgeprägt wird.

Diese Primärglocken unterscheiden sich eigentlich nur durch ihre Größe; denn auch Hydroecium, Glockengefäßverlauf und Ölbehälter gleichen sich.

Diese Ähnlichkeit kann keine zufällige sein im Hinblick darauf, daß doch die sekundären heteromorphen Glocken dieser Siphonophoren so auffällig voneinander verschieden sind. Sie könnte entweder phylogenetisch erklärt werden, dann müßte aber auch schließlich *Hippopodius* dieselbe Primärglocke besitzen, was nicht der Fall ist, oder sie muß zusammenhängen mit einem für alle diese Larvenstadien gemeinsamen Zweck der Primärglocke.

Beispiele dafür, daß am Siphonophorenstock Anhänge gebildet werden, die auf einem späteren Stadium als überflüssig abgeworfen werden, wie wir es beim larvalen Glockenwechsel der Calycophoriden finden, bietet die Entwicklungsgeschichte der Pneumatophoriden.

An der Pneumatophoridenplanula entwickelt sich zunächst am aboralen Pol ein fallschirmartiges Deckstück, welches nach Ausbildung der Pneumatophore abgeworfen wird. Nach Woltereck (1905) ist es bestimmt, bis zur Ausbildung der Pneumatophore, des eigentlichen statischen Apparates der Pneumatophoriden, die Larve im Wasser schwebend zu erhalten. Übrigens findet sich eine überraschende Ähnlichkeit in der histologischen Beschaffenheit des das primäre larvale Deckstück durchziehenden Saftraumes mit dem Ölbehälter der Primärglocke (vgl. Woltereck 1905, S. 616, 617, Abb. 4 und 5 und Abb. 2 dieser Arbeit). Ein Vergleich dieser anscheinend interessanten Verhält-

nisse ließ sich leider nicht durchführen, da ich niemals eine Pneumatophoridenlarve mit primärem Deckstück erhalten konnte.

Das statische Organ der Calycophoriden ist nach CHUNS Untersuchungen der Ölbehälter, da er der Kolonie ihre aufrechte Stellung im Wasser ermöglicht. Als solches kann er hauptsächlich nur für die kleineren Calycophoriden in Betracht kommen, da er bei den größeren kein Äquivalent für die Schwere des langen Stammes abgeben würde, und man sieht auch, daß bei den kleineren Calycophoriden — als Beispiele führe ich *Muggiaea Kochii*, *Diphyes* und *Abyla* an — der Ölbehälter wohlausgebildet ist, während er bei den größeren, z. B. *Praya* und *Galeolaria* relativ sehr klein und unentwickelt ist. Bei *Galeolaria* bemerkt man sogar, daß der Ölbehälter in der Jugend noch recht gut ausgebildet ist, während er später verkümmert. *Praya* und *Galeolaria* schwimmen auch stets horizontal im Wasser.

Folgender Versuch spricht ebenfalls für CHUNS Ansicht. Um die Lage einer Calycophoride im Wasser unter Ausschaltung der Wirkung des spezifisch leichteren Öls zu ermitteln, ließ ich konservierte, im Alkohol aufbewahrte Exemplare in einem hohen Glaszylinder mit Alkohol gefüllt, sinken. Die Exemplare nahmen alsbald eine horizontale Lage ein und sanken konstant in dieser Lage zu Boden.

Diese horizontale Lage wäre also auch am lebenden Objekt die normale, wenn nicht der Ölbehälter einen vertikalen Zug ausübte, welcher die bekannte, schräg nach oben gerichtete Lage der Calycophoriden verursacht.

Ich mußte auf diesen Punkt näher eingehen, weil ich die Ansicht vertrete, daß die primäre larvale Schwimmglocke einen hydrostatischen Apparat darstellt, der während der Embryonalentwicklung der Larve eine für sie günstige Stellung ermöglicht.

Der Ölbehälter der primären Glocke inseriert in der Mitte des Embryonalkörpers und später am Stammanfang. Von dort aus verläuft er stets schräg nach oben. Diese Lage des spezifisch leichteren Organs soll ein Gegengewicht zu dem schweren aus unverbrauchten Dotterzellen bestehenden Anhang oder zu dem Stamm und seiner Stammgruppe darstellen. Bei den vielfach variierenden Formen der Oberglocken der Monophyiden und Diphyiden findet man meistens und besonders bei jenen Arten, deren Entwicklung bekannt ist, bei denen also eine larvale Primärglocke auftritt, daß der Ölbehälter eine mit der Längsachse des Tieres übereinstimmende Richtung hat. Dieser Ölbehälter könnte nicht das Gewicht des Embryonalkörpers kom-

pensieren. Es tritt also zuerst eine einfach gebaute Schwimmglocke auf, welche zunächst durch schnelle Volumenvergrößerung und dann durch eine günstige Lage des Ölbehälters das Untersinken der Larven verhindert und ihnen eine aufrechte Stellung im Wasser, freie Bewegung und günstige Bedingungen zur Nahrungsaufnahme bietet. Auch der Wert des einfachen Hydroeciums der Primärglocke ist nicht zu unterschätzen; denn durch das oft komplizierte, tiefe Hydroecium der Oberglocke würden sich, falls eine Primärglocke nicht zuerst angelegt würde, auch bei einem in der Jugend vereinfachten Bau dieses Teiles, technische Schwierigkeiten ergeben, z. B. in bezug auf die Lage des Embryonalkörpers und Bildung der ersten Stammgruppe.

Hippopodius hat eine in der Form vollständig abweichende Primärglocke. Auch hier erkennt man dieselbe Bedeutung. Sie wirkt hier vor allem fallschirmartig durch ihre intensive Volumenvergrößerung (Chun 1913), womit der horizontale Verlauf des Ölbehälters in Einklang steht. Das Hydroecium zeigt dieselbe einfache schlitzförmige Gestalt der übrigen Primärglocken.

Chun hat öfters darauf hingewiesen, daß die Primärglocke der Calycophoriden der Pneumatophore der Pneumatophoriden homolog ist. Aus dem vorhergehenden ergibt sich, daß sie außerdem noch dem larvalen Deckstück der Pneumatophoriden analog ist.

Von Interesse wird es nun sein, ob der Glocke der Sphaeronectinae, die mit Ausnahme des Hydroeciums auffallend der Primärglocke der Monophyiden und Diphyiden ähnelt, und der ersten Glocke der Diphyidae oppositae, deren Glocken der Primärglocke von Hippopodius ähnlich sind, eine larvale Primärglocke vorausgeht.

Leipzig, im Juli 1913.

Literatur.

W. Busch, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seetiere. Mit 17 Tafeln. Berlin 1851.

C. Chun, Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren, in Sitzungsberichten Akad. Wissensch. Berlin 1882. Bd. LII. S. 1155—1172. Taf. XIIV. (Sep. S. 1—18.) Berlin 1882.

— Über die cyclische Entwicklung der Siphonophoren, ibid. 1885. Bd. XXVI. S. 511—529. Taf. II. (Sep. S. 1—19.) Berlin 1885.

— Über den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren. 3. Mitteilung. Ibid. 1886. Bd. XXXVIII. S. 681—688. (Sep. S. 1—8.) Berlin 1886.

C. Chun, Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Ibid. 1888. Bd. XLIV. I. Abt. Die Siphonophoren der Kanarischen Inseln. S. 1141½1173. (Sep. S. 1—33.) Berlin 1888.

— »Coelenterata« in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. II. 1. Abt. 1889.

— »Coelenterata«. Ibid. Bd. II. 2. Abt. Lief. 1—21. 1890—1902.

— Die Kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Die Monophyiden nebst Bemerkungen über Monophyiden des Pacifischen Ozeans. In: Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. Bd. XVII. Sep. S. 81—168. Taf. VIII—XII. 1892.

— Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 7. Versammlg. Leipzig 1897. S. 48 bis 111. Mit 29 Figuren im Text.

— Die Siphonophoren der Planktonexpedition in Ergebnissen d. Planktonexped. der Humboldt-Stiftung. Bd. II. S. 1—124. Mit 5 Tafeln, 3 Karten und 2 Figuren im Text. Kiel und Leipzig 1897.

— Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. Mit 8 Figuren im Text. In: Berichten der mathematisch-physikalischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Bd. LXV. 1913.

C. Claus. Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. S. 536—563. Taf. XLVI bis XLVIII. Leipzig 1863.

Fr. Eschscholtz, System der Akalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Mit 16 Tafeln. S. 1—190. Berlin 1829.

C. Gegenbaur, Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen (Siphonophoren). In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. S. 285—344. Taf. XVI bis XVIII. Leipzig 1854.

— Über Diphyes turyida n. sp. nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. Ibid. Bd. V. S. 442—454. Taf. XXIII. Leipzig 1854.

— Neue Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. In: Nov. Act. Acad. Caes. Leopoldinae Carol. Jena. Bd. XXVII. S. 331—424. Taf. XXVI bis XXXII. 1860.

E. Häckel, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. In: Natuurkundige Verhandel. Prov. Utrechtsch Genootsch. 120 Seiten. 14 Tafeln. Utrecht 1869.

— Report on the Siphonophorae. In: Rep. Scientif. Res. Voy. Challenger Zool. Vol. XXVIII. p. 1—380. Taf. I—L. 1888.

T. H. Huxley, The Oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. Ratlesnake in the years 1846—1850. Ray Society. Mit 12 Tafeln. London 1859.

W. Keferstein und E. Ehlers, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina. I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. S. 1—34. Taf. I—V. Leipzig 1861

A. Kölliker, Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Mit 12 Tafeln. F. Leipzig 1853.

R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. S. 1—95. Taf. I—III. Gießen 1853.

R. Leuckart, Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. In: Arch. f. Naturgesch. 20. Jahrg. Bd. I. 1854. S. 249—377. Taf. XI—XIII. (Sep. S. 1—129.)

E. Metschnikoff, Studien über Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV. 1874.

F. Moser, Über Monophyiden und Diphyiden. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 430—432. 1911.

— Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung. Ibid. Bd. XXXIX. S. 408—410. 1911.

— Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 21. Versamml. Leipzig 1912, p. 320—333, m. 11 Fig. im Text.

P. E. Müller, Jagttagelser over nogle Siphonophorer. In: Naturhistorisk Tidsskrift III R. Bd. VII. S. 261—332. Taf. XI—XIII. Kopenhagen 1870—71.

W. Richter, Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. S. 557—618. Mit 3 Tafeln und 13 Figuren im Text. 1907.

O. Steche, Die Genitalanlagen der Rizophysalien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. S. 134—171. Mit 3 Tafeln und 3 Figuren im Text. 1907.

C. Vogt, Über die Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. S. 522 bis 525. Taf. XIV. 1851.

— Recherches sur quelques animaux inférieurs de la Méditerannée. I. Mém. sur les Siphonophores de la mer de Nice. In: Mém. Inst. Nation. Genevois. Bd. I. 1854. S. 164. Mit 21 Tafeln.

R. Woltereck, Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren (II. Planktolog. Mitteilg. aus der Zoolog. Station in Villefranche s. m.). In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 106—122. Mit 21 Figuren im Text. Leipzig 1905.

— Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. (III. Planktolog. Mitteilg. aus der Zoolog. Station in Villefranche s. m.) In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. S. 611—637. Mit 21 Figuren im Text. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. Primärglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.

Fig. 2. Larvales Zweiglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.

Fig. 3. Einglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.

Fig. 4. Larvales Zweiglockenstadium von *Diphyes Sieboldii*.

Fig. 5. Einglockenstadium von *Diphyes Sieboldii.*

Fig. 6. Einglockenstadium von *Abyla pentagona.*

Fig. 7. Eudoxie von *Abyla pentagona* mit zwei weiblichen Gonophoren.

Bezeichnungen.

A, primäre, larvale Glocke; *B*, Anlage der heteromorphen Oberglocke; *C*, Anlage der ersten Unterglocke; *c, ol*, Ölbehälter; *h*, Hydröcium; *tr*, Stamm; *Kz*, Knospungszone der Stammgruppen; g^1, erste Hauptknospe; g^2, zweite Hauptknospe; $br + go$, gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore; *p*, Magenschlauch; *br*, Deckstück; *go*, Gonophore; *t*, Fangfaden; go^1, erste Gonophore; go^2, zweite Gonophore.

Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden.

Von

Wilhelm Pampel
aus Hohenstein-Er.

Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.

Mit 28 Figuren im Text und Tafel VIII—X.

Inhaltsangabe.

Einleitung.

Um einer falschen Beurteilung der vorliegenden Arbeit von vornherein vorzubeugen, möchte ich vorausschicken, daß sie keineswegs ein in sich abgeschlossenes Ganzes darstellen soll; wer darum erwartet, nach Durchsicht dieser Blätter in jeder Hinsicht über die Anatomie der weiblichen Ichneumoniden genau orientiert zu sein, der dürfte nicht ganz auf seine Kosten kommen. Denn einerseits ist es infolge der ungeheuren Fülle der bis jetzt beschriebenen Arten fast unmöglich, eine allumfassende Darstellung zu geben, anderseits stößt man bei jedem neuen Präparat, zumal bei den kleineren Ichneumoniden, immer wieder auf interessante, bei andern Formen noch nicht beobachtete anatomische Einzelheiten, so daß man die Studien über diesen Gegenstand ins Ungemessene fortsetzen könnte. Trotzdem ich mich auf nur etwa 60 Formen beschränkt habe, ist doch immerhin insofern ein gewisser Abschluß erzielt worden, als sich schon nach Untersuchung von etwa 20 Arten einige wenige scharf gegeneinander abgegrenzte Typen erkennen ließen, auf die alle übrigen in ihren Grundzügen zurückzuführen waren.

Obwohl ich selbst kein Bedenken tragen würde, die bei diesen Untersuchungen gefundenen Resultate auf die gesamte Ordnung der Ichneumoniden zu übertragen, so möchte ich es doch dem Belieben jedes einzelnen überlassen, mir darin zu folgen.

Entstanden ist die vorliegende Arbeit auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Chun. Er hat sich selbst in früheren Jahren vorübergehend mit der Anatomie einiger Ichneumoniden, besonders des *Paniscus*, beschäftigt und mich durch den Hinweis auf die interessanten Geschlechtsverhältnisse dieser Insekten sehr für diesen Gegenstand einzunehmen gewußt. Auf seinen Rat hin habe ich mich nicht auf bestimmte Formen spezialisiert, sondern mich überhaupt allgemein mit der Anatomie der bisher noch nie bearbeiteten weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden befaßt. Für sein stetes Interesse an der Arbeit und seine mannigfachen Anregungen, die meine Untersuchungen wesentlich förderten, fühle ich mich ihm zu wärmstem Danke verpflichtet. Weiter möchte ich die Gelegenheit nicht vorüber lassen, zugleich auch Herrn Privatdozent Dr. Otto Steche für seine guten Ratschläge und seine wirksame Unterstützung auf das herzlichste zu danken, ebenso wie Herrn Prof. Dr. Richard Krieger, der es sich manche Stunde hat kosten lassen, mir bei der oft

sehr schwierigen Bestimmung der einzelnen Arten hilfreich zur Hand zu gehen.

Zunächst möchte ich einige allgemeine, aufklärende Worte vorausschicken.

In bezug auf Nerven- und Darmsystem sind sich alle Ichneumoniden bis auf einige kleine Verschiedenheiten mehr oder weniger gleich. Dasselbe gilt auch vom Tracheensystem, dessen streng metamere Anordnung größere anatomische Unterschiede nicht zuläßt. Von einer Untersuchung des Tracheensystems habe ich ganz abgesehen, weil dies eine ganz andre Methode des Präparierens erfordert hätte, die mich von meinem Ziele, die Geschlechtsorgane vergleichend anatomisch zu betrachten, zu weit abgeführt hätte. Auf Nerven- und Darmsystem habe ich mich nur deshalb bei vielen Formen eingelassen, um bestimmte Lagebeziehungen der Geschlechtsorgane im Abdomen genauer festlegen zu können. Im Gegensatz zu Nerven- und Darmsystem findet man im Bau der Geschlechtsorgane (wozu ich neben Ovarien, Ovidukten, Uterus auch den Legestachel und die in ihn einmündenden Drüsen rechne) bei den einzelnen Arten oft recht tiefgreifende Unterschiede, da sie in ihrem Bau von der Lebensweise stark beeinflußt werden. So ist z. B. schon von vornherein zu erwarten, daß ein *Ephialtes*, der seine Eier an tief im Holze sitzende Käferlarven ablegt und sich infolgedessen mit seinem Legebohrer mühsam durch Rinde und Holz einen Weg zu seinem Wirtstiere bahnen muß, einen anders gebauten Geschlechtsapparat besitzt, wie eine Tryphonide, die ihre gestielten Eier der ausersehenen Insektenlarve einfach außen anhängt. Der Unterschied in der Lebensweise liegt ja hauptsächlich auf dem Gebiete des Geschlechtslebens und der Eiablage, weniger auf dem der Ernährung, wofür auch der überall gleiche Bau des Darmkanals spricht. Die verschiedene Art des Geschlechtslebens bringt es ferner mit sich, daß Formen, die äußerlich einander sehr ähnlich sind und deshalb auch im System nebeneinander gestellt werden, wie z. B. *Ophion* und *Paniscus*, doch große Unterschiede im Bau der Geschlechtsorgane aufweisen, die sie in einem natürlichen, auf anatomischer Grundlage beruhenden System streng von einander trennen würden.

Leider ist es außerordentlich schwer, in der freien Natur die einzelnen Formen in ihren Lebensäußerungen systematisch zu beobachten, so daß man bestimmte anatomische Erscheinungen des Geschlechtsapparates, deren Funktion nicht ohne weiteres ersichtlich ist, auf Grund biologischer Studien erklären könnte. Denn die Ichneumoniden führen im allgemeinen eine recht zurückgezogene Lebensweise und gehen be-

sonders bei der Eiablage ganz heimlich zu Werke. Man kann höchstens ab und zu vereinzelte Beobachtungen machen, die jedoch meist nur dem Zufall zu verdanken sind. So kommt man nicht selten dazu, wie ein *Ephialtes* oder eine *Rhyssa* den Legebohrer langsam in die Rinde eines gefällten Nadelholzstammes versenkt, um ihre Eier einer im Holze sitzenden Käferlarve anzuvertrauen. Aber z. B. die außerordentlich starke Entwicklung des Giftapparates bei *Coleocentrus excitator* auf Grund biologischer Beobachtungen erklären zu wollen, ist sehr schwer und erfordert viel Zeit.

Man kommt auch nicht weit, wenn man die Tiere in der Gefangenschaft hält; sie sitzen dann meist still an einem Platz oder laufen an den Wänden des Zuchtkastens hin und her und kümmern sich auch nicht um die mit ihnen zusammengesperrten Raupen. Sie fangen schnell an zu kränkeln und sterben bald ab. Es ist mir nicht geglückt, sie länger als eine Woche am Leben zu erhalten.

Literatur.

Die überaus reichlich vorhandene Ichneumoniden-Literatur befaßt sich beinahe ausschließlich mit Systematik und äußerer Beschreibung. Anatomische Aufzeichnungen existieren nur in sehr geringem Maße. Ein grundlegendes Werk stellt DUFOUR: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, Hyménoptères, Nevroptères (1834) insofern dar, als er sich ziemlich eingehend mit der Anatomie der Hymenopteren beschäftigt und somit auch die Grundzüge der Anatomie der Ichneumoniden als einer Ordnung der Hymenopteren in Wort und Bild bringt. An der Hand seiner Aufzeichnungen kann man sich ein ziemlich genaues Bild von der allgemeinen Anatomie der Hymenopteren verschaffen. Wenn er aber speziell wird und sich auf Details einläßt, dann stößt man oft auf Unklarheiten; das läßt sich auch in dem Abschnitt über die Ichneumoniden erkennen, worin der Text und die Abbildungen (es sind deren nur vier bis fünf) der Wirklichkeit manchmal direkt widersprechen. Ich werde im Verlaufe der Arbeit darauf zurückkommen.

Interessante Mitteilungen über Parthenogenese bei manchen Ichneumoniden macht CHUN in einem 1876 gehaltenen Vortrag, der in den Berichten über die SENCKENBERGische naturforschende Gesellschaft (Jhrg. 1875—76) in seinen Grundzügen abgedruckt ist. Es heißt da: »Der Vortragende (CHUN) erwähnt eine von ihm bei einer großen Ichneumonide (*Paniscus testaceus*)[1] gemachte Beobachtung. Es entwickeln sich

[1] In dem Bericht steht irrtümlicherweise »*Ophion luteum*«, gemeint ist *Paniscus testaceus*.

hier die Eier bereits innerhalb der Eiröhren, ohne daß eine Befruchtung möglich ist; sie sammeln, während die Blastodermschicht gebildet wird, noch Dottermaterial an und vergrößern sich. Die Embryonen werden auf den verschiedensten Entwicklungsstadien angetroffen, und bei dem Eintritt in den gemeinsamen Eileiter ist die junge Larve im Ei bereits vollständig ausgebildet. Dieser Fall bildet gewissermaßen den Übergang zu der als Sporogenesis bezeichneten Fortpflanzungsweise der Blatt- und Rindenläuse.« Ich werde späterhin darauf zurückzukommen haben.

L. Bordas (1894) bringt in einem kleinen Artikel des »Zool. Anzeigers« eine sehr ins Einzelne gehende Beschreibung des Giftapparates der Gattung *Ichneumon* und glaubt damit den Giftapparat der gesamten Ichneumoniden überhaupt erschöpfend behandelt zu haben. Wie unrecht er darin hat, werden wir des weiteren sehen.

Den Bau der Ovarien und einzelnen Eiröhren von *Rhyssa persuasoria* schildert E. Bugnion in einer kurzen Broschüre: Les oeufs pédiculés de *Rhyssa persuasoria.*

Henneguy (1904) beschreibt in seinem Buche: »Les Insectes« einen von den übrigen Formen abweichenden Bau der Geschlechtsorgane von *Aphidius.* Näheres darüber findet sich bei *Ophion luteus* (vgl. S. 332).

In den zahlreichen entomologischen Zeitschriften finden sich neben einer Unmenge von Abhandlungen systematischen Inhalts nur ganz spärliche Notizen, die sich mit der Ichneumoniden-Anatomie befassen. Was ich davon unter die Hände bekommen habe, erschien mir so bedeutungslos, daß ich es gar nicht weiter ausführen will.

Allgemeiner Teil.

1. Material und Methode.

Es ist durchaus nicht gleichgültig, ob man im Frühjahr oder im Herbst gefangenes Material verarbeitet; denn ein und dieselbe Form zeigt im Mai ein ganz andres Aussehen als im September. Diese Erscheinung hängt mit der Ausbildung des Fettkörpers in den beiden Jahreszeiten zusammen. Nach Dufour stellt der Fettkörper eine Ansammlung von Nährstoffen dar, die einesteils dazu dienen, durch ihre Oxydation die für die Lebensäußerungen des Tieres nötigen Temperaturgrade zu erzeugen, andererseits aber in Zeiten knapper Nahrung als Reservematerial Verwendung zu finden. So machte es nach seiner Ansicht das Vorhandensein derartiger Reservestoffe vielen Insekten

möglich, den Winter ohne Nahrungsaufnahme zu verbringen. Ich bin hierin, gestützt auf meine beim Präparieren gemachten Erfahrungen, andrer Ansicht. Mir scheint der Fettkörper weniger Reservestoffe, als vielmehr direkt Baumaterial zu liefern. Denn die eben geschlüpften Imagines sind mit ihrer inneren Entwicklung und Ausgestaltung noch lange nicht fertig. Öffnet man z. B. das Abdomen eines Ende Mai oder Anfang Juni gefangenen großen *Ichneumon primatorius*, so ist man erstaunt, unter der Chitindecke nichts als gelbliche Fettmassen zu erblicken. Man kann getrost mit der Nadel in das Fettgewebe hineinstechen, ohne fürchten zu müssen, dadurch die Hinterleibsorgane zu verletzen. Dieser Fettkörper besteht aus einem weichen, gelblichen, weitmaschigen Gewebe, in dessen Maschen, also nicht im Innern der Zellen, stark lichtbrechende Tropfen flüssigen Öles eingelagert sind. Dieses Gewebe nimmt ungefähr 80% des gesamten Inhaltes des Abdomens ein. Die zum Teil noch ganz unentwickelten Hinterleibsorgane selbst liegen in der Mitte zusammengedrängt, überall von den Fettmassen umgeben. Das Nervensystem ist immer am weitesten in der Entwicklung vorgeschritten, nur ist das Nervengewebe noch weich und leicht zerreißbar. Der Darmkanal zeigt noch nicht die deutliche Gewebedifferenzierung seiner einzelnen Abschnitte, wie beim ausgebildeten Tiere. So besteht der Kropf (Vorderdarm) noch aus einem weichen, undurchsichtigen, gelblichen Gewebe, während er später häutig und durchsichtig wird. Der Chylusdarm (Mitteldarm) ist noch lang gestreckt und nicht dicker als die andern Darmabschnitte und zeigt dieselbe gelbliche Färbung wie der Kropf; bei herbstlichen Formen ist er auf die Hälfte verkürzt, dafür aber viermal so dick und mit tief einschneidenden Querriefen versehen; die gelbe Färbung weicht einem kräftigen Graubraun. Von den Wandverdickungen des Rectums, den Rectaldrüsen, ist noch nichts zu sehen. Am weitesten sind die Geschlechtsorgane in der Entwicklung zurück. Die vier Eiröhren, aus denen jedes Ovarium besteht, sind dünne, lange Stränge, die erst im letzten Drittel eine leichte Anschwellung zeigen. In diesen Anschwellungen liegen die ersten Eizellen, die sich, unter der Lupe betrachtet, als kleine Kügelchen mit ganz verschwommenen Umrissen darstellen. Der Uterus mit dem ihm dorsal aufsitzenden Receptaculum seminis zeigt allerdings schon eine vollkommene Ausbildung. Die Drüsenschläuche der Giftblase sind meist schon sehr gut entwickelt, dagegen ist die Giftblase selbst noch klein und geschrumpft, während sie später prall gefüllt ist und einen erheblichen Raum im Abdomen einnimmt. Bei andern jungen Imagines ist die Keimzone in den Eiröhren noch weiter nach dem

Uterus zu verschoben, so daß sie erst im letzten Sechstel kurz vor dem Zusammenfließen der Eiröhren zum Ovidukt beginnt (vgl. Textfig. 6), während bei den ausgewachsenen Formen die Keimzone direkt hinter der Spitze der Eiröhre einzetzt, so daß diese in ihrer ganzen Länge mit Eiern angefüllt ist.

An Präparaten von solchen Tieren, die in der Zeit von Anfang Juli bis August eingefangen worden waren, konnte ich feststellen, daß, wie bei den *Vanessa*-Arten und einigen Coleopteren (Carabiden, Scarabaeiden), mit dem allmählichen Schwinden des Fettkörpers Hand in Hand eine Vervollkommnung der Adominalorgane geht, so daß schließlich im September der Fettkörper bis auf dünne Schichten unterhalb der Chitindecke und zwischen den Eingeweiden ganz zusammengeschmolzen ist; diese letzten Reste bleiben immer bestehen und versehen anscheinend den Dienst von Bindegewebe, indem sie die Eingeweide vor gegenseitiger Reibung schützen. Da viele Ichneumoniden überwintern, sollte man nach Dufour annehmen, daß gerade im Herbst der Fettkörper besonders stark entwickelt wäre. Das ist aber nicht der Fall; denn ich habe eine entsprechende Beobachtung nicht ein einzigesmal machen können. Es scheinen also die überwinternden Formen ihre Winterruhe anzutreten, ohne vorher irgendwelches Nährmaterial angesammelt zu haben. Alle Lebensäußerungen sind bei ihnen in dieser Ruhezeit auch so stark herabgesetzt, daß so gut wie kein Nährstoffverbrauch stattfindet.

Sehr spät gefangene Formen zeigen zuweilen schon einen sehr starken Verfall ihrer Geschlechtsorgane. Bei einer Ende September gefangenen *Echthrodoca conflagrata* (vgl. Textfig. 19 und S. 341) z. B. waren die Eiröhren nur noch in den letzten Teilen vorhanden, die sich von ihrer Einmündung in den Ovidukt aus fächerförmig auseinander spreizten. Sicher waren in früheren Stadien ganze Eiröhren vorhanden und die Ovarien so gestaltet, daß die Eiröhren alle von einem gemeinsamen Ursprung ausgingen, dann parallel neben einander herliefen und sich schließlich wieder zum Ovidukt vereinigten. Gegen Ende der Eiablage stellten dann wahrscheinlich die an der Spitze gelegenen Keimzonen ihre Tätigkeit ein, verkümmerten und schrumpften zusammen, so daß sie schließlich überhaupt nicht mehr zu erkennen waren. Bei einem älteren *Cryptus* findet man nie mehr vollständige Geschlechtsorgane. Von jeder der vier Eiröhren eines Ovariums ist nur ein einziges Ei übrig geblieben; jüngere, noch in der Entwicklung begriffene Eier sind nicht zu sehen. Alle diese Formen zeigen meist zugleich die weitere Eigentümlichkeit, daß vom gesamten Inhalt des Abdomens nur noch die letzten drei bis vier Segmente vorhanden sind; die vor-

deren sind leer und ganz durchsichtig, wenn man sie gegen das Licht hält. Die Ganglienkette ist natürlich immer völlig intakt; dagegen ist der Kropf oft bis auf einige kleine Überreste zusammengeschrumpft, so daß Chylus- und Enddarm isoliert sind. Trotzdem lebt das Tier weiter. Oft findet man auch Formen, bei denen die Ovarien zwar noch in ihrer ganzen Länge vorhanden sind, aber ihre Funktion anscheinend eingestellt haben. So präparierte ich einen *Campoplex*, dessen Ovarien ganz schmal geworden waren und nur noch kurz vor dem Ovidukt zwei reife braun gefärbte Eier enthielten; hinter diesen schien jede Weiterentwicklung plötzlich aufzuhören; denn die folgenden unreifen Eizellen waren kaum über die ersten Entwicklungsstadien hinaus. Das Tier hatte vermutlich seine letzten Kräfte nur darauf verwendet, wenigstens zwei Eier noch vollständig zur Reife gelangen zu lassen; die andern waren dafür vernachlässigt worden; übrigens trifft man die Erscheinung, daß in einer Eiröhre jegliche Entwicklungsabstufungen fehlen, ziemlich oft an.

Die untersuchten Formen sind Vertreter der am häufigsten in Sachsen (hauptsächlich in der Umgebung von Leipzig und Chemnitz) vorkommenden Ichneumoniden. Einige wenige stammen aus der Umgebung Wiens. Auf ausländische Formen habe ich mich nicht eingelassen; denn einerseits ist gut konserviertes Material schwer zu beschaffen, anderseits hat man an der Unmenge der bei uns fliegenden Ichneumoniden gerade genug.

Es ist geraten, je nach der Jahreszeit, in der man die Tiere gefangen hat, verschiedene Konservierung anzuwenden. Ein gutes Konservierungsmittel, das die Gewebe weich und elastisch erhält, ist das folgender Zusammensetzung:

30	Teile	dest. Wasser,
15	»	96%iger Alkohol,
6	»	Formaldehyd
4	»	Eisessig.

Jedoch bei jüngeren, bis Anfang Juli gefangenen Formen ist wegen ihres reichen Gehaltes an Fettgeweben diese Konservierung nicht zu empfehlen, da die Fettmassen nach wenigen Tagen stark zu schwellen beginnen, wodurch das Abdomen aufgetrieben wird und meist sogar platzt. Es ist mir noch unklar, ob etwa die Essigsäure diese Schwellung verursacht. In diesem Falle ist 70%iger Alkohol allen andern Konservierungen vorzuziehen.

Das Präparieren geschieht am besten unter der binoculären Lupe. Man verfertigt sich zweckmäßig zwei kleine Präparierbecken, eins

aus weißem, das andre aus schwarzem Paraffin. Das zu präparierende Insekt wird einfach am Boden des weißen Beckens festgeklebt, indem man mit einem heißen Messer das Paraffin in der Umgebung des Tieres etwas erweicht; es liegt dann ganz fest, so daß man bequem mittelst eines scharfen Messerchens die Chitindecke abheben kann. Zum Freilegen der inneren Organe benutzt man am besten ganz feine, möglichst unelastische Stahlnadeln; fein ausgezogene Glasstäbchen sind zwar sehr spitz, aber viel zu biegsam. Man präpariert das Tier zweckmäßig von der Seite auf, weil nur auf diese Weise die Einmündung der Geschlechtsorgane in den Legestachel und die dazu gehörigen Drüsen gut sichtbar werden. Allerdings ist bei diesem Verfahren nur das eine Ovarium mit dem sich daran anschließenden Ovidukt zu sehen; da aber der Geschlechtsapparat bilateral symmetrisch gebaut ist, läßt sich das andere in Gedanken leicht ergänzen. Präpariert man vom Rücken aus, wie es Dufour anscheinend immer getan hat, so legt man wohl beide Ovarien frei, dagegen ist von dem meist unter den Ovarien oder Ovidukten verborgenen Uterus und seiner Einmündung in den Legestachel sehr wenig zu bemerken. Die Präparation in einem weißen Becken vorzunehmen, empfiehlt sich deshalb, weil sich die Tiere wegen der meist dunklen Färbung des Chitins recht gut von dem weißen Untergrunde abheben. Will man dagegen die einzelnen Organe näher untersuchen, so löst man sie aus dem Abdomen heraus, um sie bequem von allen Seiten betrachten zu können und bringt sie in das schwarze Becken, wo wiederum ihre helle Färbung auf dem dunklen Grunde die Beobachtung sehr erleichtert. Es ist ratsam, unter 70%igem Alkohol zu präparieren, um die Gewebe für eventuelle histologische Untersuchungen immer konserviert zu halten. Allerdings habe ich mich auf histologische Betrachtungen gar nicht eingelassen, weil derartige Untersuchungen weit über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen würden; trotzdem versuchte ich aber (der technischen Methode halber) einige Eierstöcke zu schneiden. Es läßt sich nicht jedes beliebige Verfahren anwenden, da besonders der Eidotter immer Schwierigkeiten bereitet. Als gut erwies sich die von T. Caesar (Freiburg) beschriebene Celloidinmethode: 70%iger Alk. (1 Tag) — 96%iger Alk. (1 Tag) — 100iger Alk. (2 Tage) — Celloidinlösung (2 g Cell. in 80 g Äther + 20 Teilen 100%igem Alk.; 2 Wochen) — Chloroform (1 Stunde) — Chloroform + Paraffin vom Schmpt. 45° (3 Tage) — Paraffin vom Schmpt. 45° (3 Tage) — Paraffin vom Schmpt. 58° (3 Tage) — einbetten in Paraffin vom Schmpt. 58°. Manche ließen sich auf die einfache Methode: Alkoh. — Benzol — Paraffin ganz gut schneiden.

2. Systematik.

Ich untersuchte alle in der Inhaltsangabe aufgeführten Arten. Wie zu erwarten stand, kam ich dabei oft in Gegensatz zu dem nach rein äußerlichen Gesichtspunkten aufgestellten System. Die einzige, sowohl nach äußerlichen als auch anatomischen Merkmalen fest umrissene, von den andern Ichneumoniden streng geschiedene Gruppe stellen die Ichneumoninen SCHMIEDEKNECHTS dar, während bei den übrigen vier Gruppen der Cryptinen, Pimplinen, Ophioninen, Tryphoninen viele Umstellungen vorgenommen werden müssen, wenn man einen rein anatomischen Maßstab anlegt. *Glypta*, *Phytodietus*, *Echthrodoca*, *Lissonota* gehörten dann nicht zu den Pimplinen, sondern zu den Ophioninen. *Paniscus* wäre besser den Tryphoninen zuzuordnen. Von den Tryphoninen dagegen müßten *Protarchus*, *Hadrodactylus*, *Catoglyptus*, *Ctenopelma*, *Perilissus*, *Erigloea* zu den Ophioninen gestellt werden. Die Cryptinen zeigen denselben Bau wie die Pimplinen und müßten mit diesen zu einer einzigen Gruppe vereinigt werden. Des Vergleiches halber stelle ich im folgenden ein Verzeichnis der präparierten Formen nach dem System SCHMIEDEKNECHTS einem nach anatomischen Gesichtspunkten geordneten gegenüber:

Ichneumoninen:	Ichneumonentypus:
Ichneumon	*Ichneumon*
Stenichneumon	*Stenichneumon*
Protichneumon	*Protichneumon*
Cryptinen:	Bohrertypus:
Cryptus	*Cryptus*
Stylocryptus	*Stylocryptus*
Pimplinen:	*Pimpla*
Pimpla	*Ephialtes*
Ephialtes	*Rhyssa*
Rhyssa	*Theronia*
Theronia	*Coleocentrus*
Coleocentrus	*Odontomerus*
Odontomerus	*Xorides*
Lissonota	*Poemenia*
Echthrodoca	*Collyria*
Xorides	Ophiontypus:
Phytodietus	*Ophion*
Poemenia	*Henicospilus*

Glypta
Collyria
Ophioninen:
Ophion
Henicospilus
Campoplex
Paniscus
Allocamptus
Angitia
Trichomma
Anomalon
Xenoschesis
Pyracmon
Tryphoninen:
Tryphon
Protarchus
Polyblastus
Dispetes
Hadrodactylus
Catoglyptus
Ctenopelma
Perilissus
Erigloea

Campoplex
Allocamptus
Angitia
Trichomma
Anomalon
Xenoschesis
Pyracmon
Lissonota
Echthrodoca
Phytodietus
Glypta
Protarchus
Hadrodactylus
Catoglyptus
Ctenopelma
Perilissus
Erigloea
Tryphontypus:
Tryphon
Paniscus
Polyblastus
Dispetes.

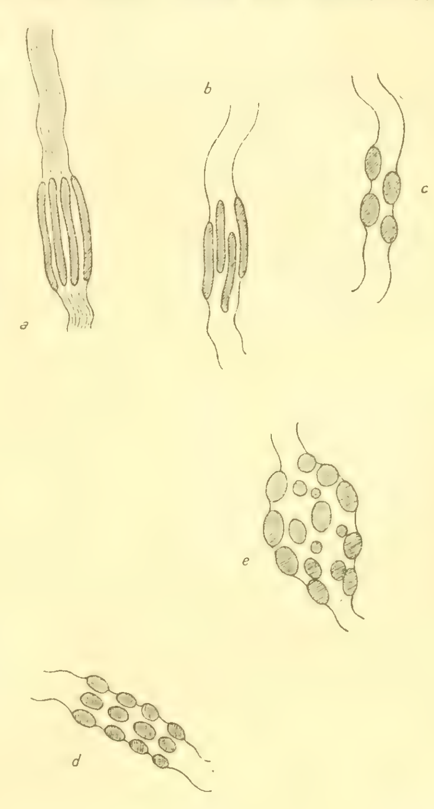
3. Nervensystem und Darmkanal.

Wir finden im Abdomen immer eine Kette von fünf Ganglienknoten, die durch zwei parallele, dicht zusammenliegende Nervenstränge verbunden sind. Das erste Ganglion sitzt gewöhnlich schon im Hinterleibstiel. Die nächsten drei folgen in regelmäßigen Abständen. Das letzte Ganglion dagegen ist dem vorletzten sehr genähert und meist nur durch zwei ganz kurze Connective von diesem getrennt. Während die vier ersten Ganglien unter einander die gleiche Größe haben, ist das letzte in der Regel 3—4 mal so groß wie die andern, bei manchen Formen sogar 5—6 mal (*Angitia*, Textfig. 22). Die Größe dieses Ganglions ist daraus zu erklären, daß es eigentlich aus mindestens vier Einzelganglien zusammengesetzt ist; denn entsprechend den acht Abdominalsegmenten der Imago, sollte man auch insgesamt acht Ganglien erwarten. Daß dies ursprünglich auch der Fall war, erkennt man daran, daß, während die ersten vier Ganglien rechts und links nur je einen sich weit verästelnden Nervenstrang entsenden, vom

Hinterrande des Endganglions etwa sechs solcher Stränge ausgehen, die den gesamten hinteren Abschnitt des Abdomens innervieren. Bei größeren Formen (z. B. *Coleocentrus excitator*) kann man deutlich Nervenstränge nach dem Uterus, den muskulösen Uterus-Ligamenten, dem Enddarm, der Stachelmuskulatur und den Stachelscheiden verfolgen. Die Ganglienkette durchläuft im allgemeinen nur etwa zwei Drittel des Abdomens, so daß also dem Endganglion die Innervierung des ganzen letzten Drittels anheimfällt. Bei Formen mit sehr weit nach vorn eingerenktem Legestachel (*Coleocentrus excit.* Taf. VIII, Fig. 4) reicht sie nur bis zur Mitte. Vom Hinterleibsstiele an verläuft sie bis zum dritten Ganglion dicht über der ventralen Chitindecke hin, bleibt aber von dieser immer durch eine Fettschicht getrennt. Darnach biegt sie mehr der Mittellinie des Abdomens zu und zieht sich ventral am Chylusdarm hin, zwängt sich zwischen diesem und den beiden ihn umgreifenden Ovidukten hindurch, und zwar gerade an der Stelle, wo sich die beiden Ovidukte zum Uterus vereinigen und endet dann mit dem letzten Ganglion dorsal auf dem Uterus. Manchmal reicht das Endganglion nicht bis an den Uterus heran, sondern nur bis zu dem durch die Vereinigung der beiden Ovidukte gebildeten Sattel (vgl. Textfig. 6), anderseits schiebt es sich zuweilen so weit auf dem Uterus vor, daß auch das ihm sehr genäherte vorletzte Ganglion mit auf den Uterus zu liegen kommt (vgl. Textfig. 8). Wo die Ovidukte recht lang ausgezogen sind (*Angitia*, Textfig. 22), erreicht das Endganglion gar nicht mehr die Vereinigungsstelle der beiden Ovidukte, sondern schmiegt sich einfach ventral dem Chylusdarm an.

Der Darmkanal zeigt nach Dufour keinerlei Windungen, sondern durchzieht als gerade gestreckter Strang das ganze Tier. Diese Beobachtung habe ich nur bei einem einzigen Präparat machen können (*Coleocentrus exit.*, Taf. VIII, Fig. 4); in allen andern Fällen ist er immer mehr oder weniger gewunden. Regel ist, daß das Intestinum direkt hinter dem Chylusdarm eine große Schlinge bildet. Der Darmtractus zerfällt, soweit er für das Abdomen in Betracht kommt, in fünf Teile: Aus dem Stiele tritt der dünnwandige, durchsichtige, meist etwas blasig aufgetriebene Kropf (Vorderdarm); bei jungen Formen stellt er einen ziemlich engen, glatten Schlauch von undurchsichtigem Gewebe dar. Bei ausgewachsenen Formen erfüllt er oft den ganzen Querschnitt des vorderen Abdomens und weist mehrere seichte Aussackungen auf. Hieran schließt sich ein kurzer Muskelmagen, der einen Verbindungskanal zwischen dem Kropf und dem folgenden Chylusdarm darstellt. Er verengt den Darmkanal sehr stark und zeigt oft

kräftige Längsmuskeln. Im einfachsten Falle reduziert er sich auf einen kaum erkennbaren, unverdickten Schlauch. Er ist dem Chylusdarm eingefügt und bildet an diesem gewissermaßen ein Mundstück, das in das Innere des Kropfes vorspringt. Der Chylusdarm (Mitteldarm) hebt sich durch seine bräunlich-gelbe Färbung und seine tönnchenförmige Gestalt deutlich von den andern Teilen des Darmtractus ab. Infolge seiner ringförmigen Querriefung gewinnt er das Aussehen eines Bienenkorbes. Nach hinten zu verjüngt er sich allmählich und nimmt an seinem Ende einen Kranz von 15—20 Malpighischen Gefäßen auf, die wirr in einander verschlungen, einen großen Teil des Abdomens durchziehen. Es folgt der Enddarm. Dieser bildet direkt hinter dem Chylusdarm die schon erwähnte Schlinge, wodurch der letzte Teil des Darmkanals in dorsale Lage gebracht wird. Er zerfällt in zwei Abschnitte, den Dünndarm und das meist kurze Rectum. Der Dünndarm zeigt manchmal Längsriefung und weißliche Färbung (Textfig. 1*a*). Während er neben dem Muskelmagen den schmalsten Abschnitt des Darmkanals darstellt, ist das Rectum immer mehr oder weniger ausgebaucht. Es weist starke lokale Verdickungen der Darmwand auf, die Rectaldrüsen. Diese haben oft längliche Gestalt und liegen zu sechs bis acht neben einander auf dem Darmumfang; oft sind es auch nur weißliche Knoten, die in regelmäßiger Anordnung oder regellos verstreut das Rectum bedecken. Im letzteren Falle ist das Rectum meist ganz dünnwandig und durchsichtig (Textfig. 1). Die Länge der einzelnen Darmabschnitte ist fast bei jedem Tier verschieden; im allgemeinen endet der Kropf ungefähr



Textfig. 1.
Rectaldrüsenformen; *a*, *Campoplex* spec.?; *b*, *Xenoschesis fulvipes*; *c*, *Angitia* spec.?; *d*, *Ophion obscurus*; *e*, *Coleocentrus excitator*.

in der Mitte des Abdomens. In manchen Fällen überschreitet er bei weitem diese Länge (*Coleocentrus*, Taf. VIII, Fig. 4. *Angitia*, Textfig. 22). Bei jüngeren Tieren ist er immer kürzer.

4. Geschlechtsapparat.

A. Allgemeine Anatomie.

Der weibliche Geschlechtsapparat setzt sich zusammen aus den beiden Ovarien mit ihren Ovidukten, dem Uterus, dem Giftapparat, einer Schmierdrüse und dem Legestachel. Die Ovarien werden von zwei über dem Darmkanal gelegenen Eiröhrenbündeln gebildet, deren Größe und Gestalt bei den einzelnen Genera immer sehr verschieden ist. Sie haben Spindelform und neigen beiderseits mit ihren Spitzen zusammen. Die vorderen Enden sind an einem gemeinsamen Ligamente aufgehängt, das von der dorsalen Chitindecke des Thorax ausgeht. Die hinteren Enden laufen in zwei längere oder kürzere Ovidukte aus, die sich zu einem gemeinsamen Uterus vereinigen. Sind die Ovidukte kurz (Ichneumoninen, Pimplinen und Cryptinen), dann weichen die Ovarien in der Mitte auseinander und lassen zwischen sich einen Spalt zum Durchgang des Darmkanals frei. Sind die Ovidukte lang (Ophioninen und Tryphoninen), dann schließen sich die Ovarien in der Längsrichtung eng zusammen, und nur die Ovidukte umgreifen den Darmkanal. Jedenfalls ist der Uterus ventral gelegen. Die Anzahl der Eiröhren in jedem Ovarium schwankt zwischen 4 und 40; die niedrigsten Zahlen findet man bei den Ichneumoninen, die höchsten bei den Ophioninen und darunter besonders bei *Anomalon*. Entsprechend der verschiedenen Anzahl der Eiröhren beanspruchen die Ovarien bei den einzelnen Formen auch verschieden viel Raum, ein Umstand, der das anatomische Bild stark beeinflußt. Auch die Anzahl der Eier in einer Eiröhre ist sehr wechselnd. So enthalten die Eiröhren vieler Pimplinen, besonders auch der großen Holzbohrer (*Ephialtes* usw.) trotz ihrer Länge oft nur 2—3 Eier (vgl. Taf. VIII, Fig. 3; Taf. IX, Fig. 7; Taf. VIII, Fig. 5), während in einer Eiröhre mancher Ophioninen oft 20—30 aneinandergereiht sind (Taf. X, Fig. 16). Natürlich hängt die Anzahl der Eier durchaus von ihrer Größe ab, und man wird sich nicht wundern, bei den erwähnten Holzbohrern sehr große, langgestreckte Eier zu finden, bei den Ophioninen dagegen kurze und oft annähernd kugelförmige.

Die Ovidukte stellen den gemeinsamen Ausführkanal sämtlicher Eiröhren eines Ovariums dar (Dufour nennt die Ovidukte »le col«

oder »le calice de l'ovaire« und bezeichnet mit »l'oviducte« den Uterus). Sie scheinen manchmal ein nur kurzes Verbindungsstück zwischen den Ovarien und dem Uterus zu bilden (Ichneumoninen und Pimplinen); in andern Fällen sind sie sehr lang und dienen als Eireservoire; außerdem scheinen ihnen dann noch zuweilen besondere physiologische Eigenschaften zuzukommen, die den kurzen Ovidukten abgehen. (Vgl. S. 334.) Auffallend lange, oft mit Eiern ganz vollgestopfte Ovidukte findet man bei vielen Ophioninen. Da ihnen zur völligen Ausbreitung nicht genügend Raum zur Verfügung steht, sind sie zu großen Windungen und Schleifen gezwungen; sie übertreffen unter Umständen die Ovarien um das 2—3fache an Länge. Bei solchen Formen bilden sie die Hauptmasse des gesamten Geschlechtsapparates; bei einzelnen Ophioninen (z. B. *Angitia*, Textfig. 22) verschwinden die Ovarien fast vor den Ovidukten, und man ist beim ersten Anblick leicht geneigt, die in ihren vorderen Teilen besonders stark angeschwollenen Ovidukte fälschlicher Weise für die Ovarien anzusehen (vgl. S. 333).

Der Uterus ist, allgemein gesprochen, ein Sack zur Aufnahme der Eier aus den beiden Ovidukten, die entweder getrennt oder zu einem gemeinsamen Gang vereinigt in ihn einmünden. Seine Funktionen sind nicht recht klar. Die Eier scheinen sich nicht längere Zeit in ihm aufzuhalten; wenigstens spricht dafür die Tatsache, daß ich außer bei einigen Ophioniden nie ein Ei im Uterus gefunden habe. Er trägt dorsal das unpaare Receptaculum seminis, dessen Inhalt wahrscheinlich die Eier vor ihrem Austritte in die Legeröhre befruchtet. Es scheint durchaus nicht bei allen Ichneumoniden vorhanden zu sein; so habe ich es z. B. bei *Paniscus* und *Dispetes* vergeblich gesucht. Der Bau des Uterus ist keineswegs durchweg einheitlich. Während er bei den Ophioninen allgemein einen kurzen birnenförmigen Sack darstellt, nimmt er bei den übrigen drei Gruppen infolge seiner starken dorsoventralen Abplattung Bandform an und hat in der Mitte ein scharfes Knie, so daß die zweite, dem Legestachel zustrebende Hälfte an der Unterseite der ersten zurückläuft. An diesem Knie greift rechts und links je ein Muskelstrang an, der an der dorsalen Innenwand des vorletzten, aus einem einzigen Chitinring bestehenden Segments festgewachsen ist, und dem Uterus als Aufhängevorrichtung dient, vielleicht auch beim Durchgang der Eier einen Muskelzug ausübt, um dem Uterus eine bestimmte Lage zu geben.

Etwas mehr tritt der Uterus in den Vordergrund, wenn er rechts und links je eine große Drüse trägt, wie man sie bei den Pimplinen und Cryptinen immer findet. Es sind dies meist bohnenförmige Ausstülpun-

gen, die im Innern mit Drüsenzellen ausgekleidet sind und ein Secret abscheiden, das wahrscheinlich zur Einfettung der Eier dient, um ihnen den Weg durch die Ausführwege zu erleichtern. Die beiden Drüsen sind oft so groß, daß sie in der Seitenansicht den Uterus fast ganz verdecken (vgl. Taf. VIII, Fig. 3, Taf. VIII, Fig. 4, Textfig. 10, Taf. VIII, Fig. 5, Textfig. 12).

Das Receptaculum seminis ist, wenn der Uterus bandförmige Gestalt hat, immer dorsal auf seiner ersten Hälfte gelegen. Es lehnt sich oft eng an das letzte Ganglion an, das in der Regel zwischen Uterus und Darmkanal fest eingeklemmt ist; manchmal liegt es sogar ganz unter diesem versteckt. (*Poemenia*, vgl. Taf. IX, Fig. 7). Bei dem birnenförmigen Uterus der Ophioniden sitzt es an dem inneren dicken Ende neben der Einmündung der beiden Ovidukte (Textfig. 18). Das Aussehen des Receptaculums ist ziemlich verschieden. Bald ist es ein einfaches Wärzchen, bald gleicht es einer kleinen Traube, bald zeigt es, ähnlich einem Säugerhirn, tiefe Riefen und Windungen.

Der Uterus mündet in den Legestachel ein. Dieser läßt meist schon durch seinen äußeren Bau auf die Lebensweise des betreffenden Insekts schließen und stellt somit ein wichtiges Kriterium für die Einreihung seines Trägers in ein auf anatomischer Grundlage beruhendes System dar. So haben Formen, die im Holze sitzende Käferlarven heimsuchen, naturgemäß einen langen Legestachel; an diesem überrascht nur die außerordentlich geringe Dicke, ein Umstand, der sich aber leicht erklären läßt, wenn man weiß, wie diese Ichneumoniden beim Einbohren verfahren. Andre Formen, die — wie viele Pimplinen — die Wandungen von Schmetterlingspuppen durchstoßen, zeichnen sich durch einen besonders kräftigen Stachel aus, während solche, die weichhäutige Raupen anstechen, durch eine feine Spitze charakterisiert sind. Die Tryphoninen haben (außer *Paniscus*) einen Legestachel, der anscheinend seine eigentlichen Funktionen, die des Anstechens oder Bohrens, eingebüßt hat und besser nur als Legeröhre bezeichnet wird; denn diese Tiere hängen ihre mit einem Stiele versehenen Eier dem Wirtstiere nur äußerlich an. Im speziellen Teile werde ich auf die einzelnen Stachelformen noch ausführlicher zurückkommen. Er setzt sich stets aus drei Teilen zusammen, die sich um den Stachelgang zusammenschließen, nämlich einem kräftigen, den Stachel in der Hauptsache ausmachenden dorsalen Teil, der »Stachelschiene«, und zwei gleichen ventralen »Stachelgräten« (oder Stechborsten), die in die übergreifenden Ränder der Stachelschiene derart eingepaßt sind, daß sie sich in dieser Führung durch Muskelzug leicht

hin und her bewegen lassen. Es ergibt sich also der in Fig. 2a dargestellte Querschnitt. Die Stachelschiene ist in ihrem Anfangsteile trichterförmig erweitert (vgl. Textfig. 3a) und trägt rechts und links an dieser Erweiterung starke Chitinbacken (*b*), an denen kräftige, sehnige Ligamente angreifen, die den Legestachel an den letzten beiden zum Ringe geschlossenen Chitinsegmenten verankern. Die beiden Gleitrinnen der Stachelschiene, in denen sich die Stachelgräten hin und her bewegen können, sind über den Stacheleingang hinaus als zwei auseinander gabelnde Chitingräten (*f* in Textfig. 3*a*) verlängert; auf diese legen sich zwei entsprechende Fortsätze der beiden Stechborsten (*f* Textfig. 3 *b*). Zwischen den beiden Gabeln der Stachelschiene ist die dorsale Uteruswand ausgespannt, zwischen den Gabeln der Stachelgräten die ventrale, so daß sie flach auf einander liegen. Die beiden Fortsätze stellen also eine Versteifung des Uterus bei seiner Einmündung in den Stachel dar. Demselben Zweck dienen auch die Fortsätze *d*. Auf spezielle Eigentümlichkeiten werde ich in den einzelnen Fällen zu sprechen kommen.

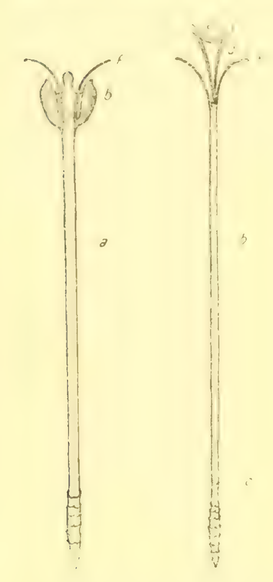
Textfig. 2 *a* und *b*.

a, Stachelquerschnitt von *Ichn. primatorius*. Der untere Teil, gebildet von den beiden Stechborsten, ist in die übergreifenden Ränder des oberen Teiles (Stachelschiene) eingefalzt. — *b*, Dorsale Uterusansicht von *Stenichn. culpator* Schrk. od_1, $_2$, die beiden Oviducte; u_1 die erste Uterushälfte; u_2, die andre, rückläufige Uterushälfte; *eg*, Endganglion; *r*, das dem Endganglion festanliegende Receptaculum sem. des Uterus; *ul*, die den Uterus festhaltenden Ligamente.

Neben dem Uterus mündet in den Legestachel noch der Giftapparat. Eigentlich ist es falsch, dieses Drüsensystem schlechthin als Giftapparat zu bezeichnen. Denn für viele Ophioninen und die Tryphoninen konnte ich nachweisen, daß das Secret der »Giftdrüsen« lediglich mechanisch bei der Eiablage beteiligt ist. Ich werde diese Verhältnisse im speziellen Teil näher erörtern. Ob auch die übrigen Ichneumoniden an Stelle von Giftstoffen ein derartiges Secret ausscheiden, konnte ich an meinen Präparaten nicht genau feststellen; indessen lassen es gewisse Analogien im Bau des Stachels fast glaubhaft erscheinen.

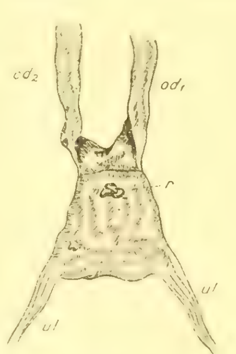
Die am häufigsten auftretende Form des Giftapparates ist diejenige, die auch Dufour und Bordas (Anatomie de l'appareil vénimeux des Ichneumonides) beschreiben. Man kann daran drei Abschnitte unterscheiden: 1. die Drüsenschläuche, 2. ein Reservoir für das

Secret der Drüsenschläuche, die »Giftblase«, 3. einen in den Stachel mündenden Ausführgang aus diesem Reservoir. Die Drüsenschläuche ähneln in ihrem Bau ganz den MALPIGHIschen Gefäßen. Sie stellen ein Bündel blindgeschlossener einfacher oder nur an den Enden verzweigter Schläuche dar, die einen weißlichen, zuweilen auch bräunlich bis schwarzen Farbton besitzen. Dieser rührt von der jeweiligen Färbung der von den Drüsenzellen ausgeschiedenen Secrete her. Der Durchmesser der Schläuche ist etwa zweimal so groß wie der der MALPIGHIschen Gefäße. Ihre Anzahl schwankt sehr; gewöhnlich sind es 8—10. Durch einen gemeinsamen Stamm münden sie in das eine Ende des Giftreservoirs ein. Dieses ist ein meist längliches, blasiges Gebilde, das mit einer oft sehr kräftigen Längs- oder Quermuskulatur ausgestattet ist. Am andern Ende setzt sich ein dünnwandiger Schlauch an, der Giftgang, der die Secrete in den Stacheleingang leitet. In der Ausbildung dieser drei Abschnitte finden sich, wie aus der Beschreibung der einzelnen Präparate ersichtlich werden wird, zahlreiche Variationen, die zuweilen von dem hier beschriebenen Typus gänzlich abweichen.



Textfig. 3 *a* und *b*.

Legestachel von *Ichn. primatorius*. *a*, dorsaler Teil (Stachelschiene) mit der trichterförmigen Erweiterung *b* und den Chitingabeln *f*, zwischen denen die dorsale Uteruswand ausgespannt ist. — *b*, ventraler Teil, bestehend aus den beiden fest zusammenschließenden Stechborsten. Zwischen den Chitingabeln *f* ist die ventrale Uteruswand ausgespannt, die durch die chitinösen Gebilde *d* und *e* noch versteift wird; *c*, die beiden in den Stachelgang vorspringenden Chitinlamellen.



Textfig. 4.

Dorsale Ansicht des Uterus von *Ichn. primatorius*: die zweite rückläufige Uterushälfte ist nicht zu sehen; $od_{1,2}$, Oviducte; *r*, Recept. sem.; *ul*, Uterusligamente.

Der letzte Bestandteil des Geschlechtsapparates ist die Schmierdrüse, ein einfacher, nie verzweigter Drüsenschlauch, der gewöhnlich in der Nähe des Chylusdarms seinen Ursprung hat und nach einem kurzen Bogen in den Stachel einmündet. Ob dieser Schlauch in Wirklichkeit die Eier vor ihrem Durchgang durch den Legestachel einfettet, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen; es ist dies aber daraus zu schließen, daß er bei den meisten Tryphoninen, bei denen die Eier gar nicht den Legestachel passieren, überhaupt nicht vorhanden ist. Seine Wan-

dung wird entweder von dicken, undurchsichtigen Cylinderzellen gebildet, oder sie ist dünnhäutig und durchscheinend. Ihre Länge und Dicke variiert sehr stark. Zwischen Giftapparat und Schmierdrüse bestehen vermutlich bestimmte Korrelationen, da bei gewissen Formen, wo die Schmierdrüse ungewöhnlich stark ausgebildet ist, der Giftapparat fast rudimentär erscheint. Dies läßt darauf schließen, daß die Schmierdrüse funktionell ganz oder wenigstens teilweise den Giftapparat ersetzt. DUFOUR scheint sie übersehen zu haben, weil er nie etwas davon erwähnt.

B. Die vier Typen des Geschlechtsapparates.

Der Unterschied dieser vier Typen macht sich geltend in der Gestalt der Ovarien, der Anzahl der Eiröhren, im Vorhandensein oder Fehlen von Uterusdrüsen, der verschiedenen Ausbildung des Receptaculums, der außerordentlich wechselnden Länge der Ovidukte, im Bau des Legestachels, schließlich in der An- oder Abwesenheit von Eistielen.

a) Ichneumonentypus (vgl. Taf. VIII, Fig. 1).

Die Ovarien haben eine keulenförmige Gestalt, die dadurch entsteht, daß die Eiröhren einesteils sehr lang sind, andernteils ihre Keimzone sich so weit nach vorn (man richtet sich bei der Angabe der Lagebeziehungen am besten nach dem Verlaufe der Eiwanderung und bezeichnet mit »hinten« die nach dem Kopfe, mit »vorn« die nach dem Stachel zu gelegenen Partien des Geschlechtsapparates; noch besser ist die Bezeichnung: proximal und distal; die Eier wandern distalwärts) verschiebt, daß sie nur im letzten Drittel mit Eiern angefüllt sind; die Anzahl der Eiröhren beträgt vier. In jeder findet man höchstens drei bis vier Eier, von denen nur das direkt vor dem Ovidukt liegende völlig entwickelt ist; die andern sind unreif und wechseln in der bekannten Weise mit Nährzellen ab. Der Durchmesser der reifen Eier ist etwa vier- bis fünfmal so groß wie der des Legestachels, und es ist kaum möglich, daß sie durch diesen dünnen Gang gelangen können, ohne ganz gehörig zusammengepreßt zu werden. Die Ovidukte sind so kurz, daß man eigentlich nur von einem kurzen Verbindungskanal der Eiröhren mit dem Uterus reden sollte.

Der Uterus ist dorsoventral abgeflacht und wird von der Mitte aus, wie vorn beschrieben, rückläufig. An dem dadurch entstehenden Knie greifen die beiden muskulösen Ligamente an, die sich dorsal am Chitin des vorletzten Segmentringes ansetzen.

Die Länge des Legestachels beträgt ungefähr den vierten Teil von der des Abdomens; oft jedoch ist er viel kürzer, so daß er, wenn er von den beiden schützenden Stachelscheiden umhüllt und an den Hinterleib angelegt ist, kaum über dessen Spitze hinausragt. Bei *Protichneumon* und *Stenichneumon* ist er gewöhnlich länger. Stachelschiene und Stachelgräten sind am Ende mit reihenweise angeordneten Widerhäkchen versehen, die wahrscheinlich ein Herausgleiten des in die Haut des Wirtstieres eingesenkten Stachels verhindern sollen.

Der Giftapparat zeigt den oben beschriebenen Typus: ein Bündel von acht bis zehn Drüsenschläuchen mündet in das eine Ende einer länglichen Giftblase; das andre Ende setzt sich in einen Gang fort, der ihr Secret in den Legestachel einführt.

Die Schmierdrüse ist ein einfacher, mittelstarker, blind geschlossener Schlauch mit dünnen, durchscheinenden Wänden.

Das letzte Ganglion liegt dorsal dem Uterus auf und berührt eng das kleine weißliche Receptaculum seminis.

b) Bohrertypus (vgl. Textfig. 6, Taf. VIII, Fig. 2, Textfig. 8, Textfig. 9, Taf. VIII, Fig. 3 Taf. VIII, Fig. 4 usw.).

Die gemeinsamen anatomischen Eigenschaften der vielen hierher gehörenden Formen bestehen in den stets ganz kurzen Ovidukten, den beiden rechts und links am Uterus sitzenden, oft sehr großen Uterusdrüsen, einem Receptaculum seminis, das in der Mitte einen kugelrunden, völlig undurchsichtigen schwarzen Körper enthält und dem »Bohrstachel«. Letzterer ist dadurch gekennzeichnet, daß die Stachelschiene an der Spitze durchaus glatt ist, die beiden Stachelgräten (Stechborsten) dagegen am Ende scharfe Zähnchen aufweisen, die ihnen das Aussehen einer kleinen Säge geben. Durch einfache Vor- und Rückwärtsbewegung in der Führung der Stachelschiene bohren sich diese beiden kleinen Sägen allmählich in Rinde und Holz ein. Es leuchtet ein, daß bei dieser Art des Einbohrens ein dünner Stachel wegen seiner geringen Raumverdrängung und nicht zuletzt wegen seiner Schmiegsamkeit bessere Wirkungen erzielt, als ein starker und unbiegsamer Stachel. Denselben Legestachel findet man auch bei den Vertretern der großen Gattung *Pimpla*, die ihn aber sicher nicht zum Bohren benutzen, sondern, wie man annimmt, damit die oft sehr widerstandsfähigen Hüllen von Schmetterlingspuppen durchstoßen. Jedoch ist er viel kürzer und stumpfer, vor allen Dingen aber sehr dickwandig und von größerem Durchmesser als z. B. bei *Ephialtes* und *Rhyssa*. Auch enden die Stechborsten stumpf, und ihre Sägezähnchen

sind nicht besonders scharf. Die Cryptinen haben einen kräftigen, dabei ziemlich langen Bohrstachel. Er ist aber unelastisch und scheint ebenfalls nicht zum Bohren Verwendung zu finden.

Die Ovarien zeigen in ihrer Ausgestaltung eine reiche Abwechslung. Bei *Ephialtes* und ähnlichen Formen sind sie oft sehr lang gestreckt, wie es die außerordentliche Länge ihres Abdomens mit sich bringt. Jedes Ovarium hat 4—6 Eiröhren, die in ihrer ganzen Länge Eier enthalten. Es sind deren jedoch in jeder Eiröhre nur 2—3 Stück, und zwar ist meist nur das eine davon vollkommen herangereift, während die andern in der Entwicklung noch weit zurück sind. Da die reifen Eier oft in einen sehr langen Stiel auslaufen, stehen sie an Länge den Eiröhren selbst nur wenig nach; so durchzieht z. B. ein einziges Ei des *Ephialtes manifestator* ungefähr drei Viertel des gesamten Abdomens. Formen wie *Pimpla*, *Theronia* und die Cryptinen haben entsprechend ihren viel kürzeren Abdomina auch kürzere und gedrungenere Ovarien; ihre Eier sind ungestielt.

Die Ausbildung des Giftapparates ist bei diesem Typus so mannigfaltig, daß ich erst bei der Beschreibung der einzelnen Präparate darauf zu sprechen kommen werde.

Die Schmierdrüse zeigt bei den verschiedenen Arten recht erhebliche Unterschiede in Länge, Durchmesser und Beschaffenheit ihrer Gewebe.

c) *Ophion*-Typus (vgl. Textfig. 13, Textfig. 15, Textfig. 17, Textfig. 18, Taf. X, Fig. 16, Taf. X, Fig. 17, Textfig. 22 usw.).

Dieser Typus ist charakterisiert durch die meist sehr große Anzahl der Eiröhren, die zwischen 15 und 40 in jedem Ovarium schwankt, ferner durch die außerordentlich ausgedehnten Ovidukte, die an Länge die Ovarien oft um das Doppelte, in besonderen Fällen sogar um das Dreifache übertreffen. Wenn sie dazu noch so mit Eiern angefüllt sind, daß sie auch im Durchmesser größer als die Ovarien erscheinen, dann wird das gewöhnliche anatomische Bild des Ichneumoniden-Geschlechtsapparates ganz wesentlich verändert. Nach dem Stachel zu nehmen die Ovidukte manchmal allmählich, manchmal sehr rasch an Stärke ab und münden dann ziemlich dünn in den Uterus ein. Bei einigen Formen (z. B. *Henicospilus*, Textfig. 14) schaltet sich zwischen den vereinigten Ovidukten und dem Uterus ein kleiner blasiger Vorhof ein, dessen Zweck mir bisher nicht klar geworden ist. Von diesem aus führt ein dünner Gang in den Uterus. Dieser ist nicht wie bei den

Ichneumonen und Bohrern in der Mitte zusammengefaltet, sondern stellt einen gerade gestreckten birnenförmigen Schlauch mit ziemlich dicken Wänden dar. Sein Receptaculum seminis trägt er an dem dicken Ende über der Einmündung der Ovidukte, bzw. des Vorhofes. Das vordere, sich verjüngende Ende führt in den Stachelgang hinein.

Die Schmierdrüse ist zumeist recht klein und unscheinbar; bei einigen Formen dagegen etwa 5—10 mal so lang als gewöhnlich und würde ausgestreckt das ganze Abdomen durchziehen.

Interessant sind die Beobachtungen, die ich über die Funktion des Giftapparates bei vielen Ophioninen und den Tryphoninen machen konnte. Betrachten wir zu diesem Zwecke den Legeapparat. Der Stachel besteht aus den bekannten drei Teilen: einer dorsalen Stachelschiene und den beiden ventralen Stachelgräten, die in den übergreifenden Rändern der Stachelschiene hin und her zu gleiten vermögen. Die Stachelschiene zeigt bei allen Ophioninen kurz vor der Spitze eine scharfe Einkerbung, die sicher nach dem Einstich in das Wirtstier als Widerhaken dient und so ein Zurückgleiten des Stachels verhindert. Die Stachelöffnung für den Austritt der Eier befindet sich nicht an der Spitze, sondern ist ein Stück von dieser entfernt und entsteht dadurch, daß die beiden Stachelgräten, die nur bis zu der erwähnten Einkerbung hinreichen, zwischen sich einen länglich ovalen Spalt freilassen (vgl. Taf. IX, Fig. 8). Weiter tragen die beiden Gräten ungefähr in der Mitte zwei quergestellte Chitinlamellen, die in das Stachelinnere hineinragen und zusammen fast den ganzen Gang verschließen. Diese beiden Lamellen sind schräg nach der Spitze zu gerichtet und wirken auf diese Weise bei der Vor- und Rückbewegung der beiden Stachelgräten wie ein Klappventil. Ist der Stachelgang mit einer festen Masse angefüllt, so gleiten sie, wenn die Stachelgräten zurückgezogen werden, infolge ihrer schrägen Stellung über das Hindernis hinweg. Bewegen sich dagegen die Gräten nach der Stachelspitze zu, so richten sie sich auf, greifen in die Masse ein und schieben sie mit nach vorn. Eine solche Masse stellt das klare, zähflüssige Secret der »Giftdrüsen« dar. Öffnet man vorsichtig den Stachelgang einer Ophionide, so findet man ihn stets mit diesem Secret erfüllt; da der Kanal ziemlich weit ist, kann man die Einmündung des »Giftganges« deutlich erkennen und somit leicht feststellen, daß die glashelle Masse wirklich von den »Giftdrüsen« herstammt. Auffallenderweise setzt sie sich nach hinten fort und ist bis in den Uterus hinein zu verfolgen (vgl. Textfig. 20 und 21), wo sie, wie bei *Hadrodactylus* ersichtlich, fest an der Schale des

gerade im Uterus liegenden Eies anklebt. Durch abwechselnde Hin- und Herbewegung der Stachelgräten, wobei die beiden Chitinlamellen in der oben beschriebenen Weise wirken, wird das Ei ziemlich schnell durch den Stachelgang befördert. Man kann diesen Mechanismus selbst am toten Präparat noch demonstrieren, wenn man mit der Nadel die Stachelgräten hin und her bewegt. Derselbe Vorgang spielt sich in der gleichen Weise bei den Tryphoninen ab, wo er fast noch deutlicher zu beobachten ist.

Die beiden Chitinlamellen finden sich übrigens fast bei allen Ichneumoniden; auch ist das Stachelinnere stets von einem durchsichtigen glashellen Faden durchzogen. Es liegt somit die Vermutung nahe, daß die Eiablage auch bei den übrigen Ichneumoniden in derselben Weise vor sich geht. Nur ist eben gewöhnlich der Stachelgang so eng, daß man genaue Beobachtungen schlechterdings nicht machen kann.

d) Tryphoninentypus (Textfig. 23; Taf. X, Fig. 14; Taf. X, Fig. 11, Taf. X, Fig. 12).

Der Geschlechtsapparat der Tryphoninen nähert sich im Bau sehr dem der Ophioninen, insofern als die ebenfalls gut ausgebildeten, meist mit Eiern gefüllten Ovidukte das anatomische Bild des Geschlechtsapparates dem der Ophioninen ziemlich ähnlich erscheinen läßt. Jedoch ist die Anzahl der Eiröhren viel geringer als bei den Ophioninen, weil die Eier selbst relativ etwa dreimal so groß sind wie die der Ophioninen. Bei *Polyblastus* z. B. sind es nur vier in jedem Ovarium; gewöhnlich findet man sechs bis acht. Der Uterus gleicht dem der Ichneumoninen und Bohrer: er ist flach gedrückt und wird von der Mitte an rückläufig. Er trägt in den meisten Fällen dorsal ein Receptaculum seminis; bei einigen Formen fehlt es allerdings vollkommen.

Sehr interessant ist der Legemechanismus. Da die Eier aller Tryphoninen sehr groß sind, vermögen sie den Stachel überhaupt nicht zu passieren. Sie sind auch nicht imstande, sich in die Länge zu strecken und auf diese Weise ihren Querschnitt zu verkleinern (wie man es bei Ichneumonen und den Bohrern annehmen muß), da sie eine sehr dicke, jedem Druck widerstehende Eischale haben, während die Eier der letzteren von einer ganz dünnen, pergamentartigen Hülle umschlossen sind. Sie treten deshalb schon vor dem Stachel aus den Geschlechtswegen aus und zwar durch einen weiten ventralen Längsspalt des Uterus kurz vor seiner Einmündung in den Stachelgang (Textfig. 28). Damit aber das Ei nicht etwa verloren geht, ohne seine Bestimmung erfüllt

zu haben, wird es am Stachel durch einen kräftigen, aus der Substanz der Eischale gebildeten Stiel festgehalten. Dieser bleibt mit seinem freien Ende im Innern des Stachelganges, indem er sich innig mit dem zähen Secret des »Giftapparates« verkittet, das wie bei den Ophioninen gleichfalls als eine zusammenhängende Masse das Stachelinnere durchzieht und bis in den Uterus hineinragt. Diese Secretmasse wird durch denselben Mechanismus wie bei den Ophioninen nach vorn geschoben. Damit das Ei ungehindert bis zum Stachelende gelangen kann, weichen die beiden ventralen Gräten in ihrer ganzen Länge auseinander und lassen so zwischen sich einen Spalt frei, aus dem der Eistiel hervorragen kann. Bei der Gattung Tryphon schiebt sich das letzte Bauchsegment weit über den Legestachel vor und bildet somit für das aus dem Uterus austretende, noch nicht völlig entwickelte Ei eine schützende Hülle, in der es sich längere Zeit aufhalten kann. Manchmal wird der ganze Legestachel von dieser Hülle umscheidet.

Bei den meisten der untersuchten Tryphoninen fand ich immer nur ein Ei in dieser Weise am Stachel hängen, bei *Polyblastus cothurnatus* dagegen in einem Falle die stattliche Anzahl von 17. Ihre Stiele haften alle in dem das Stachelinnere erfüllenden Secret des Giftapparates fest.

Während der Giftapparat bei *Paniscus* in die bekannten drei Abschnitte zerfällt, ist er bei der Gattung *Tryphon* meist auf eine langgestreckte Giftblase reduziert; die Drüsenschläuche sind bei den meisten Arten ganz verschwunden, bei einigen nur eben noch angedeutet. Ein Giftgang ist auch nicht mehr vorhanden, sondern die Giftblase läuft mit dem einen Ende breit in den Stachelgang hinein und mündet dann ungefähr in der Mitte des Stachels aus.

So lange die Eier der Tryphoninen die Geschlechtswege noch nicht verlassen haben, also noch im Uterus oder Ovidukt liegen, konnte ich im Gegensatz zu den Angaben Chuns (Senckenb. Naturf. Gesellsch. 1875/76) am Eidotter nie einen Beginn des Furchungsprozesses erkennen. Dasselbe gilt übrigens auch für alle von mir untersuchten Ichneumoniden. Haben sie dagegen den Uterus verlassen, so scheint damit ein Anlaß zur Weiterentwicklung des Eies gegeben zu sein. Wie weit es sich hierbei um eine Befruchtung durch den Inhalt des Receptaculums oder Parthenogenese (*Paniscus*, *Dispetes*) handelt, läßt sich so ohne weiteres nicht entscheiden. Jedenfalls zeigen manche der am Stachel hängenden Eier fast gänzlich entwickelte Embryonen, während allerdings bei andern Formen vorläufig von einer Furchung noch nichts zu bemerken ist. Eine allmähliche Entwicklungsabstufung zeigen die

17 Eier des *Polyblastus*. Die ältesten, an der Stachelspitze hängenden, beherbergen fast fertige Embryonen, bei den mittleren ist die Furchung stark vorgeschritten, die jüngsten dagegen, die den Uterus zuletzt verlassen haben, weisen einen noch völlig ungefurchten Dotter auf.

Was die Eiablage anbetrifft, so ist anzunehmen, daß sie sich bei der weitgehenden Übereinstimmung in Bau und Funktion der Geschlechtswege, besonders des Legestachels, annähernd in gleicher Weise vollzieht. Im vorigen Frühjahr konnte ich beobachten, wie eine der kleineren, auf unsern Wiesen in großen Mengen fliegenden Tryphonidenformen sich über eine kleine Raupe hermachte und an sie ein Ei ablegte. Sie flog dem sich heftig wehrenden Tiere ins Genick, umklammerte es mit dem vorderen Beinpaar, krümmte das Abdomen stark ein, so daß der Legestachel den Thorax berührte, und im nächsten Augenblick hatte sie am Nacken des Räupchens eins ihrer gestielten Eier festgeklebt. Ob sie dazu die freien Beinpaare zu Hilfe nahm oder nicht, konnte ich bei der Schnelligkeit des ganzen Vorganges nicht unterscheiden. *Paniscus* weicht von den übrigen Tryphoninen insofern ab, als seine kurzen Eistiele Häkchen besitzen, vermittelst derer die Eier in die Haut des Wirtstieres eingehängt werden. Die Embryonen reifen im Innern des Eies allmählich heran, verlassen, wenn sie ausgebildet sind, die Eischale durch ein Loch an der dem Stiele entgegengesetzten Seite und brechen, wie ich an einer gefangenen Gabelschwanzraupe beobachten konnte, in das Innere der Raupe durch, um hier sich weiter zu entwickeln.

Spezieller Teil.

1. Ichneumonentypus.

Stenichneumon pistatorius L. (Taf. VIII, Fig. 1).

Da es sich um eine Anfang Juni gefangene Form handelt, findet man nach Abheben des Chitinpanzers eine dicke Schicht von gelblichem Fettgewebe, die alle Hinterleibsorgane vorläufig den Blicken entzieht. Beim Entfernen dieser Fettschicht ballen sich die kleinen, frei zwischen den Zellen liegenden, flüssigen Ölkügelchen zu großen gelben Tropfen zusammen. Die zunächst sichtbar werdenden Ovarien haben die Form einer Keule, die dadurch zustande kommt, daß die acht Eiröhren nur in ihrem letzten auf dem Chylusdarm ruhenden Drittel nahe dem Uterus Eier führen, während der übrige, dem blasigen Kropf anliegende Teil strangförmig ausgezogen ist. Ein feines Ligament befestigt die beiden Ovarien an der dorsalen Chitindecke des Thorax.

Da die Keimzonen der Eiröhren erst im letzten Drittel beginnen, ist auch die Gesamtanzahl der Eier nur gering. Nur fünf von den acht Eiröhren enthalten am Ende ein reifes Ei, die übrigen weisen drei bis vier noch gänzlich unentwickelte Eizellen auf, zwischen denen regelmäßig Komplexe von Nährzellen eingeschaltet sind. Eine allmähliche Entwicklungsabstufung vom reifen bis zum eben erst angelegten Ei, die z. B. bei den Ophioninen die Eiröhren als Ketten mit aufgereihten, immer kleiner werdenden Perlen erscheinen läßt, gibt es hier nicht.

Die vier Eiröhren eines jeden Ovariums münden in einen kurzen Hals, der die Verbindung mit dem Uterus herstellt und der wegen seiner Kürze kaum als Ovidukt bezeichnet werden kann. Der Uterus hat infolge seiner dorsiventralen Abflachung die Gestalt eines breiten Bandes. Bis zur Mitte ungefähr verläuft er in caudaler Richtung wie die Ovarien, dann knickt er in spitzem Winkel ventralwärts um und strebt dem Stacheleingang zu. Kurz vor der Umbiegestelle liegt dorsal ein kleines Wärzchen, das Receptaculum seminis. Aufgehängt ist der Uterus durch zwei starke Muskelstränge, die rechts und links an der Umbiegestelle angreifen und sich dorsal am Chitin des vorletzten zum Ringe geschlossenen Segmentes inserieren.

Der Stachel ist außerordentlich dünn und etwa halb so lang wie das Abdomen. Man wundert sich, wie die vielleicht sechsmal so dicken reifen Eier ihn überhaupt passieren können, selbst wenn man annimmt, daß sich der Querschnitt des Eies beim Durchgang sehr zu verkleinern vermag, was natürlich eine besondere Elastizität der Eischale und große Widerstandsfähigkeit des Dotters voraussetzt. Der Stachelgang selbst kann sich nicht erweitern, da seine drei Teile, die Stachelschiene und die beiden Stechborsten, fest in einander gefalzt sind. Das Vorhandensein einer langen Schmierdrüse mit weitem Lumen läßt darauf schließen, daß die Eier beim Durchgang durch den Stachel gut eingefettet werden. Sie besteht aus einem durchscheinenden, dünnen Gewebe, wie es besonders für die Ichneumonen charakteristisch ist und bildet einen unverzweigten, mehrfach gewundenen Schlauch, der lang ausgestreckt etwa die Hälfte des Abdomens durchziehen würde.

Der »Giftapparat« ist, wie bei allen Ichneumonen, sehr gut entwickelt. Die Blase ist immer dorsal gelegen, etwas seitwärts aus der Mittellinie des Abdomens verschoben. Giftblase und Ausführgang zeigen eine von ihrem Inhalte herrührende intensiv gelbbraune Färbung. Die Blase fühlt sich hart an und läßt sich mit der Nadel kaum eindrücken; das Drüsensecret ist wahrscheinlich infolge der Konservie-

rung erstarrt. Bei andren Ichneumoniden bleibt das Secret trotz derselben Konservierung weich, ein Zeichen, daß die Secrete der Giftdrüsen in den einzelnen Fällen verschieden sind. Die Drüsenschläuche sind in fast ebenso reicher Menge vorhanden wie die MALPIGHIschen Gefäße. Sie haben einen etwas größeren Durchmesser als letztere und zeigen auch einen dunkleren Farbton. Es sind blind geschlossene Schläuche, die sich am Ende gabeln. In der Nähe der Giftblase fließen sie zu einigen wenigen Hauptstämmen zusammen, die gegenüber der Austrittsstelle des Giftganges einmünden. Uterus, Giftgang und Schmierdrüse münden gesondert in den Stachelgang ein und zwar zuerst der Uterus, dahinter die Schmierdrüse, zuletzt, also am weitesten in das Stachelinnere eingesenkt, der Giftgang. Der Stachelgang ist von einem dünnen Faden eines hellen Sekretes durchzogen, das sich jedoch nicht bestimmt als das der Giftdrüsen nachweisen läßt. Die beiden Stachelgräten weisen zwei ins Innere ragende Chitinlamellen auf.

Protichneumon fusorius L. (Textfig. 7).

Die Ovarien enthalten je vier Eiröhren, die allerdings wegen der Jugend des Tieres noch gänzlich unentwickelt sind und infolgedessen auch noch keine reifen Eier zeigen. Die Ovidukte sind bedeutend ausgedehnter, als man sonst bei Ichneumonen zu sehen gewohnt ist. Die Uterusschlinge ist im Vergleich zu *Stenichneumon pistatorius* auffallend lang und verläuft parallel zum Legestachel ziemlich weit nach hinten; auf der dorsalen Seite liegt das Receptaculum seminis.

Ganz riesenhaft ist der Giftapparat ausgebildet. Die Giftblase ist ein ovaler, mit Quermuskulatur versehener gelblicher Körper, der infolge seiner Größe die in seiner Umgebung liegenden Organe ganz aus ihrer gewohnten Lage drängt. Sie wird gespeist durch ein außerordentlich großes Büschel von Drüsenschläuchen, die in der Abbildung der klaren Übersicht halber weggelassen wurden. Sie sind in solcher Menge vorhanden, daß sich, wenn man die Chitindecke abgelöst hat, zunächst nur ein unübersichtliches Gewirr von Schläuchen den Blicken darbietet. Am hinteren Ende mündet der Giftgang aus und läuft an der Uterusschlinge entlang nach dem Stacheleingang hin, so daß letztere zwischen Giftblase und Giftgang eng eingeklemmt ist. Ferner findet man wie bei *Stenichneumon pistatorius* eine weitlumige dünnwandige Schmierdrüse mit blasigen Ausbuchtungen. Der Stachel ist kräftig und enthält im Innern wieder das schon bei *Stenichneumon pistatorius* erwähnte Secret; auch die beiden Chitinlamellen der Stachelgräten sind vorhanden. Auffällig ist, daß der Giftapparat schon vollkommen ausgebildet ist,

während die Ovarien in der Entwicklung noch weit zurück sind. Das erweckt den Anschein, als ob das Secret der »Giftdrüsen« hier doch andern Zwecken diente, als den reifen Eiern den Durchgang durch den Legestachel zu ermöglichen.

Stenichneumon culpator (Schrk.).

In Textfig. 2 *b* findet sich eine dorsale Ansicht des Uterus mit den beiden letzten Ganglien und dem sich an das Endganglion eng anlegenden Receptaculum sem. Im übrigen zeigt dieses Präparat, wie auch das eines *Stenichneumon sputator F* und mehrerer Vertreter der Gattung *Ichneumon* keinerlei Abweichungen von dem gewöhnlichen Typus, wie er in *Stenichneumon pistatorius* beschrieben worden ist.

Ichneumon spec.

Die Stachelschiene ist in ihrer ganzen Länge mit widerhakenähnlichen Zähnchen besetzt, während sich diese bei den andern Ichneumonen nur auf die Spitze beschränken.

Ichneumon primatorius F.

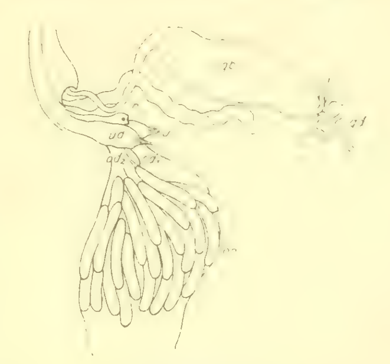
Der Abdomeninhalt dieses Anfang Juni gefangenen Tieres besteht zu etwa 80% aus Fettgewebe. Sämtliche Hinterleibsorgane, zumal der Geschlechtsapparat, sind noch weit von ihrer völligen Ausbildung entfernt. Es scheinen etwa 1—1 $^1/_2$ Monate vergehen zu müssen, bis die Geschlechtsorgane auf Kosten des Fettkörpers so weit herangewachsen sind, daß sie reife Eier abzuscheiden vermögen. Am Uterus treten, wie aus Textfig. 4 ersichtlich, besonders die starken Ligamente hervor.

2. Bohrertypus.

Pimpla quadridentata (Textfig. 5).

Der kräftige Bau des Tieres, besonders sein starker, dickwandiger Legestachel, läßt darauf schließen, daß das Insekt bei der Eiablage nicht allzu sanft mit dem Wirtstiere seiner zukünftigen Jungen verfährt. Wahrscheinlich sind es Schmetterlingspuppen, die von ihm heimgesucht werden und deren oft recht widerstandsfähige Wandung vermutlich nicht allmählich durchbohrt, sondern mit einem einzigen Ruck eingestoßen wird. Der Legestachel endet mit stumpfer, leicht sichelförmig gekrümmter Spitze; der Zweck dieser Krümmung ist mir allerdings nicht klar. Die beiden letzten, den Stachel tragenden Segmente überragen die übrigen an Weite und bergen außerordentlich

kräftige und breite Muskeln zur Bewegung des Stachels. Öffnet man seitlich das Abdomen, was bei der Dicke der schwarzen Chitindecke mit einigen Schwierigkeiten verbunden ist, so findet man unter einer dünnen Fettgewebeschicht zunächst ein reiches Gewirr von Giftdrüsenschläuchen, die das ganze Abdomen durchziehen. Die Schläuche haben einen größeren Durchmesser als bei den Ichneumonen und zeigen eine weißliche Färbung, von der sich der bräunliche Ton des im Innern enthaltenen Secretes deutlich abgrenzt. Sie vereinigen sich zu einigen wenigen Hauptstämmen und münden in das eine Ende einer dunkelbraunen, sehr großen, gurkenförmigen Giftblase ein. Diese füllt fast den ganzen, hinter den Ovarien noch freibleibenden Raum des Abdomens, hat also eine unverhältnismäßige Größe. Sie liegt nicht wie bei den Ichneumonen in der Längsachse des Abdomens dorsal über dem Darmkanal, sondern ist quer zwischen den Stachelmuskeln der beiden letzten Segmente ausgestreckt. Am andern Ende schließt sich der zum Stachel führende Giftgang an. Die Ovarien müssen sich, da die Bauchfalte tief eingezogen ist, mit einem sehr kleinen Raum begnügen und drängen sich zwischen Darmkanal und dorsaler Chitindecke eng zusammen. Trotzdem besteht jedes aus der erheblichen Anzahl von etwa acht Eiröhren, die sich außerdem noch durch eine reiche Eifülle auszeichnen, wie man sie sonst nur bei Ophioninen zu finden gewohnt ist. Die Eier haben längliche Form und sind an den Enden gleichmäßig abgerundet. Die Eiröhren laufen in zwei kurze, den Chylusdarm vor der Einmündung der MALPIGHIschen Gefäße umgreifende Ovidukte zusammen, welche die Verbindung mit dem Uterus herstellen. Dieser bildet nicht wie bei den Ichneumonen eine Schleife, sondern strebt als kurzer Schlauch direkt dem Stacheleingang zu. Rechts und links trägt er je eine Uterusdrüse in Gestalt zweier länglicher, nach hinten gerichteter Aussackungen der Uteruswand, die mit weiter Öffnung in den Uterus einmünden. Dies unterscheidet die Drüsen neben ihrer länglichen Gestalt und ihrer Dünnwandigkeit von denen der eigentlichen Holzbohrer, z. B. eines *Ephialtes*, wo sie scheibenförmig ausge-



Textfig. 5.

Geschlechtsapparat von *Pimpla quadridentata* F. *ov.* Ovarium; *od*$_{1,2}$ Oviducte; *ud.* Uterusdrüsen; *ul.* Uterusligamente; *r.* Recept. sem.; *s.* Schmierdrüse; *gb.* Giftblase; *gd.* Giftdrüsen.

bildet sind, dicke Wände haben und nur durch einen engen Stiel mit dem Uterus in Verbindung stehen. Sie scheinen bei den Pimplinen überhaupt eine primitivere Form darzustellen. DUFOUR beschreibt die Uterusdrüsen von *Pimpla instigator* wie folgt: » . . . je dois signaler l'existence, de chaque côté de l'origine de l'oviducte (Uterus), d'un corps arrondi ou ovale, sessile, blanchâtre, qui, suivant ses dispositions fonctionelles, se présente ou sous l'apparence d'un tubercule calloso-charnu, ou sous celle d'une vésicule remplie d'une pulpe d'un blanc pur. J'ignore les attributions physiologiques de ces deux corps glanduleux, qui s'observent aussi dans le *Pimpla crassipes* . . . Il est présumable que ces corps sont destinés à produire, à l'époque de la ponte, quelque humeur spéciale, propre à ramollir les milieux résistants que la tarrière traverse.« Meiner Meinung nach dient das Secret der Uterusdrüsen dazu, die Eier für den Weg durch den meist sehr langen und engen Legestachel (*Ephialtes*, *Rhyssa*!) gehörig einzufetten. Je länger und dünner der Legestachel ist, umso besser sind auch die Uterusdrüsen ausgebildet. An den Enden der beiden Drüsen greifen die Ligamente an, wodurch der Uterus an der dorsalen Chitindecke aufgehängt wird; zwischen ihnen sitzt das Receptaculum seminis. Die Schmierdrüse ist kurz und weist cylindrisches Drüsengewebe auf.

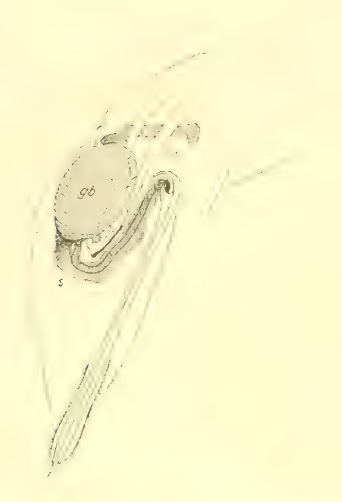


Textfig. 6.
Geschlechtsapparat von *Pimpla examinator* F. *ov.* Ovarium; *ud.* Uterusdrüsen; *r.* Recept. sem.; *s.* Schmierdrüse; *gb.* Giftblase.

Pimpla examinator F. (Textfig. 6.)

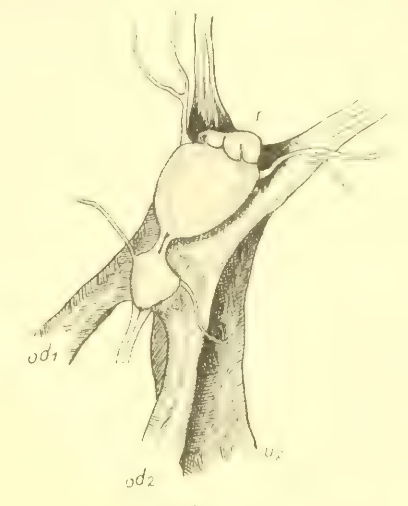
Es handelt sich um eine ganz junge Imago, die am Tage vor der Präparation aus einer Nonnenpuppe geschlüpft ist. Unter dem starken Chitinpanzer finden sich wiederum dicke Schichten von Fettgewebe; in der Mitte dieser Fettmassen liegen die Abdominalorgane eingebettet. Die je 15—20 Eiröhren enthaltenden Ovarien

sind sehr lang gestreckt, haben aber im Vergleich zu denen der *Pimpla quadridentata* nur geringen Umfang. Sie schwellen erst im letzten Sechstel an, weil erst hier in den einzelnen Eiröhren die Keimzone beginnt. Die andern fünf Sechstel stellen vorläufig einen dünnen, den Kropf und Chylusdarm begleitenden Strang dar. Die Reihe der jungen Eianlagen in den Eiröhren durchläuft nur etwa ein Segment, während sie sich nach 1 bis $1^1/_2$ Monaten auf fünf bis sechs Segmente erstreckt. Zwei kurze, ziemlich weite Ovidukte bringen die Eier in den Uterus. Dieser ist gestreckt wie bei *Pimpla quadridentata* und trägt neben der



Textfig. 7.

Geschlechtsapparat von ***Protichn. fusorius*** L. *od*, Oviducte; *u*, Uterusschleife; *r*, Recept. sem.; *gb*, Giftblase (Giftdrüsen sind weggelassen); *s*, Schmierdrüse.



Textfig. 8.

Dorsalansicht des Uterus von *Theronia atalantae* Poda. Die beiden großen Uterusdrüsen sind weggelassen worden, um die Lage des Endganglions und des Recept. sem. zu zeigen. $od_{1, 2}$, Oviducte; u_2, zweite, rückläufige Hälfte des Uterus; *r*, Recept. sem.

Einmündung der Ovidukte rechts und links die beiden Drüsensäcke, die durch die an ihnen angreifenden Uterusligamente nach hinten gezogen werden. Zwischen den Drüsenanhängen findet ein großes Receptaculum seminis Platz mit dem für den ganzen Typus charakteristischen kugelrunden, schwarzen Kern in der Mitte. Der Giftapparat zeigt die übliche Form, ist aber noch lange nicht fertig entwickelt. Die Schmierdrüse besteht aus weißlichem, undurchsichtigem Gewebe und ist ziemlich lang. Das Endganglion liegt wie bei allen Vertretern der Gattung *Pimpla* nicht auf der dorsalen Seite des Uterus, sondern eher ventral.

Pimpla instigator F.

Das Insekt hat denselben anatomischen Bau wie die beiden vorher behandelten *Pimpla*. Die Uterusdrüsen sind jedoch nicht wie bei *Pimpla examinator* nach hinten gezogen, sondern liegen breit dem Uterus auf und verdecken ihn in der Seitenansicht zum Teil. Sie sind bohnenförmig gestaltet und mit einem weißen, opalisierenden Secret erfüllt. Der Giftapparat ist ebenso stark entwickelt wie bei *Pimpla quadridentata*. Giftblase und Giftgang haben dunkelbraune Färbung. Dufour beschreibt und zeichnet bei *Pimpla instigator* ein besonderes »Réservoir supplémentaire« der Giftblase: »Le réservoir supplémentaire est un boyeau simple, filiforme, à peine flexueux, moins long que le principal (Giftblase), flottant par un bout, inséré par l'autre au col de ce dernier, immédiatement avant son implantation à l'oviducte (!). Ce boyeau, qui a la teinte roussâtre du col du réservoir principal, pourrait bien être lui-même un organe sécréteur, analogue à la glande salivaire des Apiaires et des Andrénètes.« Es ist dies wohl ein Irrtum, ebenso wie die Behauptung, daß die Giftblase in den Uterus einmündet und zwar, wie er an andrer Stelle beschreibt, auf der dorsalen Fläche zwischen den beiden Uterusdrüsen. Er hat wahrscheinlich die Schmierdrüse, von der er übrigens nie etwas erwähnt, oder den in den Stachel mündenden Giftgang für dieses zweite Reservoir angesehen, ein Versehen, das allerdings leicht unterlaufen kann, wenn man wie Dufour die Tiere dorsal aufpräpariert. Es erklärt sich so auch der Fehler in manchen seiner Zeichnungen, daß er den Stachel ganz am Ende des Abdomens über dem After austreten läßt, während er in Wirklichkeit dem Abdomen immer vor dem After auf der ventralen Seite eingefügt ist, mitunter sogar recht weit von der Spitze entfernt. (vgl. Taf. VIII, Fig. 4, *Coleocentrus*). Von der *Pimpla crassipes* F. bringt er zwei Spezialzeichnungen, die mir überhaupt nicht klar geworden sind.

Pimpla rufata F.

weicht insofern von den andern Pimpliden ab, als jedes Ovarium nur aus vier kurzen, dafür aber um so dickeren Eiröhren besteht, was sicher auf eine von den andern verschiedene Lebensweise des Insekts zurückzuführen ist.

Pimpla maculator F.

Es handelt sich um einen der kleineren Vertreter der Gattung. In jedem Ovarium finden sich acht Eiröhren. Sie münden in einen

sehr dünnwandigen Uterus, dem seitlich zwei flach gedrückte, leere, aber gut entwickelte Drüsen aufliegen. In allen andern Punkten schließt sich das Präparat an die vorhergehenden an.

Cryptus albatorius F. (Taf. VIII, Fig. 2).

Die Cryptinen ähneln in manchen Eigenschaften sehr den Pimpliden. Ihr Legestachel ist stark, unbiegsam und dient, trotzdem er den Bau des typischen Bohrerstachels aufweist, wahrscheinlich mehr zum plötzlichen Durchstoßen der sich ihm bei der Eiablage darbietenden Widerstände als zum langsamen Bohren. Die Länge des Legestachels überragt bei *Cryptus albatorius* um ein weniges die des Abdomens. Die Ovarien umfassen je fünf bis sechs Eiröhren, deren jede nur ein entwickeltes Ei enthält. Außer diesem liegen in jeder Eiröhre noch zwei bis drei junge Eizellen mit den zwischen ihnen eingeschalteten Nährzellen. Die reifen Eier nehmen reichlich die Hälfte der Eiröhren ein und haben beinahe denselben Durchmesser wie der Chylusdarm; man ist erstaunt, in einem so kleinen Abdomen so riesenhafte Eier anzutreffen. Der Uterus bildet ein Knie und wird in der Seitenansicht fast ganz verdeckt durch große zweilappige Uterusdrüsen, die bohnenförmig gestaltet und prall mit einem matt wie Perlmutter schimmernden Secret erfüllt sind. Sie stoßen dorsal fast aneinander und schließen zwischen sich das letzte Ganglion ein. Hebt man dieses vorsichtig vom Uterus ab, so wird darunter ein kleines Receptaculum seminis sichtbar. Zwei an der Unterseite der Drüsen angreifende muskulöse Ligamente hängen den Uterus in der gewohnten Weise auf. Die Schmierdrüse ist ein langer faltiger Schlauch, der über den Ovidukten entspringt und in einer fast bis zur Spitze des Abdomens reichenden Schleife seinen Weg zum Stacheleingang nimmt. Der Giftapparat zeigt dieselbe Beschaffenheit wie bei den Ichneumonen. Am Darmkanal fällt ein besonders langer Enddarm auf, der fast noch länger ist als Kropf und Chylusdarm zusammengenommen. Es wird dadurch die Hauptmasse des Darmkanals mehr auf die vorderen Teile des Abdomens konzentriert, woraus dessen plötzliche Anschwellung unmittelbar nach dem Hinterleibsstiel zu erklären ist. Die Rectaldrüsen sind linsenförmige, weißliche Knötchen, die vom After ungewöhnlich weit entfernt liegen.

Stylocryptus profligator F.

Daß man eine spät gefangene Form vor sich hat, erkennt man an dem starken Verfall der Ovarien, deren vier Eiröhren nur noch in

ihrer letzten Hälfte existieren und zwar in der Gestalt je eines einzigen, allerdings großen Eies. Die vorderen Teile sind abgestorben und überhaupt nicht mehr zu sehen. Im übrigen zeigt das Präparat die schon bei *Cryptus albatorius* gemachten Befunde.

Theronia atalantae Poda (Taf. IX. Fig. 9).

Theronia schließt sich eng an die Cryptinen an, nur ist zum Unterschied von diesen ihr Legestachel dünn und biegsam und scheint wirklich zum Bohren verwendet zu werden, worauf die besonders scharfen Sägezähnchen der Stachelgräten hinweisen. Jedes Ovarium umfaßt acht Eiröhren, deren Verlauf man leicht bis in die äußersten Spitzen verfolgen kann. Die reifen Eier sind ziemlich dick, so daß die Ovarien kurz vor der Ausmündung der Ovidukte einen ansehnlichen Raum beanspruchen. Die jungen Eizellen liegen nicht wie sonst dicht aneinander gereiht in den Eiröhren, sondern jede ist mit dem ihr zukommenden Haufen von Nährzellen durch einen größeren Zwischenraum von der andern getrennt. Auf diese Weise wird der Bau einer Eiröhre besonders durchsichtig. Zum Unterschied von den andern Holzbohrern sind die Eier von *Theronia* nicht gestielt oder lang ausgezogen, sondern kurz und dick wie bei *Cryptus*. Sie haben ungefähr die Länge von $1\frac{1}{2}$ Segmenten und sind an beiden Enden abgestumpft. Ein kurzer Ovidukt verbindet die Ovarien mit dem Uterus, der zwei mit einem opalisierenden Secret erfüllte Drüsenkörper trägt. Sie schließen sich über den beiden den Uterus dorsal bedeckenden letzten Ganglien fast zusammen. Das Receptaculum mit seinem im Innern befindlichen schwarzen Kern schließt sich eng an das Endganglion an und scheint fast zu diesem in gewissen Beziehungen zu stehen, worauf auch der Umstand hinweist, daß es von einem Geflecht feinster Nervenfädchen, die von dem Endganglion ausgehen, dicht umschlungen wird (vergl. Textfig. 8). Dieselbe Beobachtung habe ich noch bei verschiedenen Präparaten machen können. Der Bau des Giftapparates ist insofern eigenartig, als eine Giftblase überhaupt nicht vorhanden ist. Man findet ein System von drei bis vier Drüsenschläuchen, die sich an ihren Enden einfach gabeln und dann mit einer blasigen Anschwellung blind im Fettgewebe enden. Die einzelnen Schläuche haben einen ungewöhnlich großen Durchmesser, der denjenigen der MALPIGHIschen Gefäße um das fünffache übertrifft. Infolge der braunen Färbung des Secretes kann man innerhalb der Schläuche die Drüsenkanäle genau verfolgen, die sich am Ende ebenfalls zu größeren Bläschen erweitern. Ihren Ursprung nehmen die Drüsenschläuche in der Umgebung der Ovarien und verlaufen alle

nach hinten bis in die äußerste Spitze des Abdomens, wo sie sich zu einem feinen Kanal vereinigen, der das bräunliche Secret zum Legestachel leitet. Bei vorsichtigem Öffnen des Stachels erkennt man, daß sich von der ein Stück im Stachelgang vorgeschobenen Mündung dieses Kanales aus das Secret der Drüsenschläuche als ein brauner Faden durch das Stachelinnere hindurchzieht. An den beiden Stachelgräten konnte ich die sonst immer vorhandenen Chitinlamellen nicht finden, ein Zeichen, daß die Eiablage bei den einzelnen Formen doch in verschiedener Weise vor sich geht. Vom Darmkanal ist in der Abbildung nur der Kropf und Chylusdarm vorhanden; das Intestinum wurde weggelassen, um den Giftapparat recht deutlich hervortreten zu lassen.

Odontomerus pinetorum Thoms. (Textfig. 9).

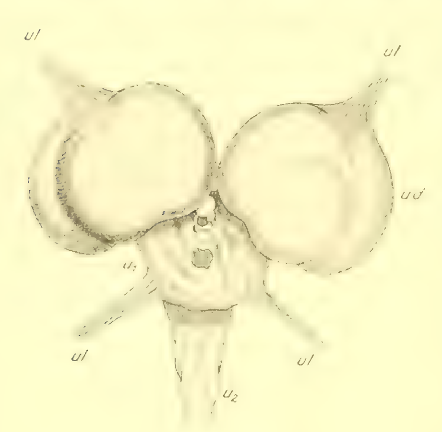
Der vordere Teil des Abdomens wird durch eine tief eingreifende, bis zum Stachel reichende Bauchfalte dorsoventral stark abgeflacht. Infolgedessen ist den Ovarien der Platz knapp bemessen. Die Eiröhren, deren Anzahl in jedem Ovarium nur drei beträgt, breiten sich auseinander und drängen sich in einfacher Schicht der dorsalen Chitindecke an, nur durch eine dünne Fettschicht von dieser getrennt. Hinter dem Stachel dagegen erweitert sich das Abdomen plötzlich sehr stark, weil der außerordentlich lange Legestachel eine kräftige Muskulatur erfordert. Der Uterus ist fischblasenähnlich aufgetrieben, verläuft an der Hinterseite des Chylusdarmes entlang und verjüngt sich bei seiner Einmündung in den Stachelgang zu einem dünnen Schlauch. Er trägt rechts und links an kurzem Stiele zwei große runde Uterusdrüsen, in denen allerdings kein Secret enthalten ist. Ein Receptaculum ist vorhanden. Die Eier sind so groß, daß ein einziges Ei die an sich sehr lange Eiröhre ausfüllt. Sie bestehen aus einem keulenförmig angeschwollenen Kopfstück und einem lang ausgezogenen Stiel. Man sollte eigentlich in die-



Textfig. 9.

Geschlechtsapparat von *Odontomerus pinetorum* Thoms. *or*, Ovarium mit den langausgezogenen (»gestielten«) Eiern; *od*, Oviduct (das andre direkt darunter liegend); *ud*, Uterusdrüse (die andre nur angedeutet); *r*, Recept. sem.; *u*, einfacher, ungeknieter Uterus; *s*, Schmierdrüse; *gb*, Giftblase; *gg*, Giftgang.

sem Falle ebensowenig wie bei *Rhyssa*, *Ephialtes* usw. von gestielten Eiern sprechen, da sich der Eidotter wie bei den Cynipiden bis in die äußerste Spitze des Stieles hineinzieht. Jedenfalls muß man diese Art Stiele streng von denen der Tryphoninen unterscheiden, bei denen sie ausschließlich von der Eischalensubstanz gebildet werden und ganz massiv sind, der Eidotter dagegen allein auf den Kopfteil beschränkt ist. Der Eistiel ist nach dem Uterus zu gerichtet und wandert beim Durchgang durch die Geschlechtswege voraus. Ob das Ei deshalb so langgestreckt ist, damit sich die gesamte Dottermasse beim Durchgang durch den sehr langen und engen Stachel gleichmäßig auf die ganze Länge des Eies verteilen kann, oder ob der Stiel eine besondere Rolle außerhalb des Geschlechtsapparates spielt, läßt sich nicht sagen. Es ist übrigens anzunehmen, daß die Eier ihrer Länge wegen nicht in das Wirtstier hineingelegt werden, weil zu diesem Zwecke der Legestachel sehr tief in das Wirtstier eindringen müßte und dadurch diesem eine starke Verwundung beibringen würde. Da alle Formen mit derartig gestalteten Eiern Holzbohrer sind, so sind ihre Eier durchaus keinen Fährnissen ausgesetzt, wenn sie neben das Wirtstier in dem von diesem gebohrten Holzgang abgelegt werden. Tatsächlich sind ja auch diese Holzbohrer (*Ephialtes*, *Rhyssa*, *Poemenia* usw.) Ectoparasiten.



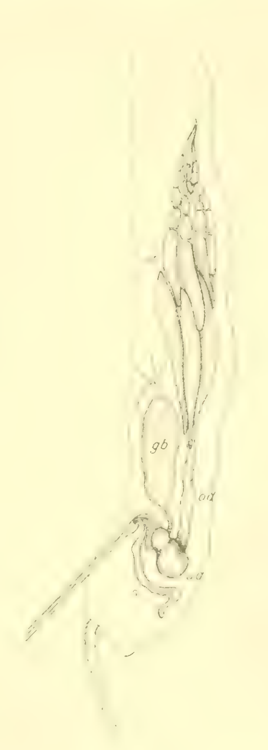
Textfig. 10.

Dorsale Uterusansicht von *Ephialtes manifest.* Gr. u_1, erste Hälfte des Uterus (in der Mitte ein Loch, in das die beiden Oviducte einmündeten); u_2, rückläufige Uterushälfte; *ul*, Ligamente; *ud*, die mächtigen Uterusdrüsen; zwischen ihnen das Recept. sem.

Ephialtes manifestator Gr. (Textfig. 10 u. Taf. VIII, Fig. 3).

Die Eistiele sind noch bedeutend länger als bei *Odontomerus*. Beträgt die absolute Länge des ganzen Eies etwa 2 cm (das Abdomen ist etwa 3 cm lang), so entfallen davon allein auf den Stiel $1^1/_2$ cm. Der $^1/_2$—1 mm im Querschnitt messende Kopfteil ist etwa viermal so dick wie der Stiel. Jedes Ovarium hat vier bis fünf Eiröhren, von denen einige schwer zu unterscheiden sind, weil sie überhaupt keine Eier führen. Von den gestielten Eiern findet in

jeder Eiröhre außer einigen kleinen unentwickelten Eizellen höchstens eins Platz. Wie bei vielen andern Formen macht die ungewöhnliche Größe der Eier das Vorhandensein mehrerer gegen einander abgestufter Entwicklungsstadien in einer Eiröhre unmöglich. Die Ovarien schließen sich bis zur Einmündung der beiden Ovidukte fest zusammen. Die Eistiele weisen, wie überhaupt immer, wenn Eistiele vorhanden sind, nach dem Uterus hin, so daß also die dickste Stelle der Ovarien, die Region, wo die Kopfenden der Eier liegen, dem Hinterleibsstiele sehr genähert ist. Der Uterus bildet ein kurzes dickes Knie und trägt zwei zwiebelförmige Drüsen, die nach dem Abheben der Chitindecke wegen ihrer Größe sofort auffallen (vgl. Textfig. 10). Sie berühren sich dorsal über dem unter ihnen versteckt liegenden Receptaculum seminis. Vom Giftapparat und der Schmierdrüse ist nichts Besonderes zu erwähnen.



Textfig. 11.

Geschlechtsapparat von *Ephialtes* spec.? *or*, Ovarium; *od*, der langgezogene Oviduct; *ud*, Uterusdrüse; *s*, Schmierdrüse; *gb*, Giftblase.

Ephialtes extensor (L.).

ist bedeutend kleiner als *E. manifestator*. Die Eier sind ungestielt und enden an beiden Seiten mit stumpfer Spitze. Diese abweichende Form und eine außerordentlich große Schmierdrüse lassen auf eine andre Lebensweise schließen. Die Schmierdrüse stellt einen Schlauch dar, der dicker ist als die Giftblase, aber durchsichtige Wände hat; die Uterusdrüsen sind dafür relativ kleiner als bei *Ephialtes manifestator*.

Rhyssa persuasoria Gr.

zeigt in allen Punkten denselben inneren Bau wie *Ephialtes manifestator*. Die gestielten Eier hat E. Bugnion beschrieben in: »Les oeufs pédiculés de *Rhyssa persuasoria*«.

Ephialtes spec.? (aus der Wiener Gegend, Textfig. 11).

Jedes Ovarium enthält sechs Eiröhren. Die Eier sind ungestielt, an beiden Enden zugespitzt. Wegen der relativ geringen Länge der

Eier (sie sind nur etwa achtmal so lang als dick) können in einer Eiröhre auch zugleich die jüngeren Eizellen mit herangebildet werden, so daß in jeder Eiröhre eine wenn auch rasch abfallende Entwicklungsabstufung zu beobachten ist. Dadurch erhalten die Ovarien ein von *Ephialtes manifestator* sehr verschiedenes Aussehen. Immerhin sind trotz der größeren Anzahl von Eiern die Ovarien bedeutend kürzer als bei *Ephialtes manifestator*; denn während sie bei letzterem direkt im Hinterleibsstiel beginnen und erst in der Nähe des Stacheleinganges enden, beschränken sie sich hier auf die Länge des Chylusdarmes; sie beginnen erst im zweiten Hinterleibssegment und enden schon weit vor dem Stacheleingang. Die beiden Ovidukte sind deshalb viel länger als sonst. Sie umgreifen den Enddarm hinter der Einmündung der MALPIGHIschen Gefäße.

Poemenia hectica Holmg. (Taf. IX, Fig. 7).

Es ist dies das einzige Präparat, bei dem ich den dorsalen Herzschlauch fast bis zum Rectum verfolgen konnte; meist scheint er überhaupt nur bis zur Mitte des Abdomens zu reichen. Die Ovarien durchziehen wie bei *Ephialtes manifestator* infolge der auffälligen Länge der Eier, von denen ebenfalls immer nur eins in einer Eiröhre Platz findet, fast das gesamte Abdomen, trotzdem sind die Eier nicht gestielt, sondern verjüngen sich nur an beiden Enden allmählich. Der Chylusdarm ist weit nach hinten verschoben und wird ungefähr in der Mitte von den Ovidukten umschlossen. Der Uterus trägt neben dem dorsal gelegenen Receptaculum große zweilappige, mit weißlichem Secret angefüllte Drüsen. Zugleich mit dem Uterus münden in den Stachelgang zwei blind geschlossene Drüsenschläuche, von denen der eine aus der äußersten Spitze des Abdomens her kommt, allmählich an Dicke zunimmt, bis er sich kurz vor seiner Einmündung in den Stachel rasch zu einem dünnen Gang verengt, der andre dagegen so dünn und kümmerlich ausgebildet ist, daß man ihn kaum erkennen kann. Man vermag nicht zu unterscheiden, welcher von beiden als Schmierdrüse oder als Giftapparat anzusehen ist. Wahrscheinlich ist der kleine unscheinbare Schlauch der Giftapparat, was daraus zu entnehmen ist, daß ich ihn ähnlich rudimentär auch bei andern Formen gefunden habe (*Xorides nitens*, *Pyracmon melanurus*). In diesen Fällen zeigte dann immer die Schmierdrüse eine entsprechend vollkommenere Entwicklung. Der Bohrstachel ist im Verhältnis zur Dicke der Eier wieder unverhältnismäßig dünn und übertrifft an Länge noch das Abdomen.

Coleocentrus excitator Gr. (Taf. VIII, Fig. 4).

Schon äußerlich zeigt das Tier eine von den sonstigen Ichneumoniden abweichende Gestalt. Diese wird dadurch bedingt, daß der Legestachel auffällig weit vorn eingesetzt ist, fast noch vor der Mitte des Abdomens. Während sich die acht Rückensegmente gleichmäßig über die Rückenfläche verteilen, reichen die sechs Bauchsegmente außer dem letzten nicht einmal bis zur Mitte des Abdomens und fallen dementsprechend kurz aus. Das letzte dagegen ist länger als die fünf ersten zusammengenommen, bedeckt wie ein Schild die hintere Hälfte des Abdomens und begleitet als schützende Hülle noch ein Stück darüber hinaus den Legestachel. Hand in Hand mit dieser sonderbaren äußeren Gestaltung gehen auffällige Verschiebungen im Innern. Da der Stacheleingang so weit nach vorn verschoben ist, ist der gesamte Geschlechtsapparat hauptsächlich auf die vordere Hälfte des Abdomens beschränkt. Während im allgemeinen die Ovarien dem Chylusdarm aufliegen und ihn mit ihren Ovidukten umschließen, umspannen hier die beiden Ovarien den Kropf, indem sie sich nach kurzem Zusammengehen auseinanderspalten und so eine weite Öffnung zum Durchgang des Kropfes entstehen lassen. Jedes Ovarium umfaßt 13 Eiröhren, die außer einigen ganz jungen Eizellen nur je ein reifes Ei bergen. Dies besteht wie bei *Ephialtes manifestator* aus einem dickeren Kopfende und einem lang ausgezogenen dünnen Stiel, der nach dem Uterus zu gerichtet ist. Die Eier sind im Vergleich zu denen des *Ephialtes manifestator* sehr klein zu nennen, denn ihre Länge beträgt nur etwa ein Fünftel des Abdomens, bei *Ephialtes manifestator* dagegen etwa zwei Drittel. Der Stiel ist, wie bei *Odontomerus* und *Ephialtes* in seiner ganzen Länge von Dotter durchzogen. Der Durchmesser des Eies an seiner dicksten Stelle reicht noch nicht an den Durchmesser des keineswegs besonders starken Legestachels heran, so daß also das Ei ohne jede Schwierigkeit den Stachelgang passieren kann. Es trifft deshalb hier kaum die Vermutung zu, daß der Stiel dazu vorhanden wäre, beim Durchgang durch den Legestachel vorübergehend einen Teil der Dottermasse des Kopfendes aufzunehmen und so dessen Durchmesser zu verringern. Wahrscheinlich verrichtet der Stiel doch noch andre Dienste. Ovidukte sind überhaupt nicht vorhanden, sondern die Eiröhren münden direkt in den Uterus ein. Die beiden seitlich am Uterus sitzenden Drüsen sind die größten, die ich je bei einem Präparat gefunden habe. Sie haben fast denselben Umfang wie der Chylusdarm und sind mit dem schon mehrfach erwähnten opalisierendem Secrete angefüllt. Das zwischen den Drüsen

sitzende Receptaculum ist winzig klein. Die Schmierdrüse zeigt eine relativ spärliche Ausbildung, ist dünn und hat eine durchsichtige Wandung; ihre Bedeutung scheint nicht von Wichtigkeit zu sein. Ein eigenartiges Gebilde ist der Giftapparat. Die Giftblase ist ein weißlicher, mit außerordentlich starken Längsmuskeln versehener Schlauch, der sich in S-förmiger Windung vom Stacheleingang bis zum Rectum hinzieht und von einem Knäuel flacher Drüsenschläuche gespeist wird. Von diesen vereinigen sich je zwei und münden gemeinsam in das Ende der Giftblase ein. Der Darmkanal durchläuft in gerader Richtung das Abdomen. Da der Kropf bis weit über die Mitte in das Abdomen hineinragt, fallen der übrigens rein dorsal gelegene Chylusdarm und der Enddarm sehr kurz aus. Das Rectum ist blasig aufgetrieben und trägt viele rundliche, regellos auf der Darmwand verstreute Rectaldrüsen. Der Herzschlauch läßt sich vom Stiel aus nur etwa bis zur Mitte der Ovarien verfolgen. Die Ganglienkette endet infolge der Verschiebung des Geschlechtsapparates schon in der Mitte des Abdomens. Dafür ist das Endganglion aber außerordentlich groß (in der Abb. wegen der umfangreichen Uterusdrüsen nicht sichtbar) und entsendet deutlich erkennbare Nervenstränge nach der riesenhaften Stachelmuskulatur und dem Darmkanal.



Textfig. 12.

Ventrale Uterusansicht von *Xorides nitens* Gr. u_2, der rückläufige Uterusabschnitt; *od*, Oviducte; *ud*, die riesigen Drüsen; zwischen ihnen gerade noch sichtbar das dorsal gelegene Recept. sem.

Xorides nitens Gr. (Taf. VIII. Fig. 5 u. Textfig. 12).

Sowohl seiner äußeren Gestalt wie auch seinem inneren Bau nach gleicht *Xorides nitens* dem *Coleocentrus excitator*. Der Stachel ist auch fast in der Mitte des Abdomens eingesetzt, so daß sich die Bauchsegmente sehr zusammenschieben müssen. Die Ovarien umgreifen ebenfalls den Kropf, während der Chylusdarm weit nach hinten verschoben ist. Im übrigen nimmt jedoch der Geschlechtsapparat einen viel größeren Raum ein als bei *Coleocentrus*. Die Ovarien sind viel massiger entwickelt als bei irgend einem Holzbohrer. Dies ist wohl auch der Grund, weshalb sie an doppelten Ligamenten aufgehängt sind; deren eines verläuft ventral, das andre dorsal nach dem Thorax. Auf jede Eiröhre entfällt nur ein einziges Ei. Der Durchmesser der Eier ist etwa sechsmal

so groß als der des dünnen, sehr langen Legebohrers, so daß hier die Art und Weise, wie die Eier durch den Stachelgang kommen sollen, ganz besonders problematisch erscheint. Gestielt sind sie nicht, sondern laufen wie bei *Poemenia hectica* beiderseits in langgezogene dünne Enden aus. Junge Eizellen sind in den Ovarien nur spärlich vorhanden. Die beiden Uterusdrüsen kommen an Größe denen des *Colcocentrus* ziemlich gleich. Sie sind über den Stacheleingang hinaus weit nach hinten verlagert, so daß der Uterus wieder eine ziemlich große Strecke zurück zu laufen hat. Textfig. 12 zeigt den geknieten Uterus von der ventralen Seite mit den beiden dorsal zusammenstoßenden Drüsen, zwischen denen eben noch das Receptaculum sichtbar wird. Auch die Uterusligamente sind angedeutet. Die gut entwickelte Schmierdrüse läuft nicht wie gewöhnlich im Bogen nach vorn, sondern zieht sich in gerader Linie bis in die äußerste Spitze des Abdomens hinein. Der Giftapparat besteht aus einem winzigen, rudimentär erscheinenden Drüsenschlauch, der durch einen feinen, kaum sichtbaren Kanal in den Stachelgang mündet. Eine Giftblase ist nicht vorhanden.

Collyria calcitrator Gr. (Taf. IX, Fig. 6).

Es handelt sich hier um eine der allerkleinsten Ichneumoniden. Der Geschlechtsapparat zeigt den Bohrertypus, wenn auch die eigenartige Form des Legebohrers damit nicht recht im Einklang steht. Die beiden Stachelgräten enden nicht wie sonst mit einer Reihe scharfer Zähnchen, sondern sind in ihrer ganzen Länge mit kleinen Chitindornen besetzt, die dem Legestachel das Aussehen einer kleinen Säge verleihen. Außerdem ist er vorn weit geöffnet, läuft aber nach hinten pfriemenartig spitz zu. Obwohl das Tier seine Entwicklung vollkommen abgegeschlossen hat, sind die Ovarien winzig klein, umfassen aber trotzdem je 10 Eiröhren. Dazu findet man in jeder Eiröhre durchschnittlich etwa 7—8 Eier, die sämtliche Entwicklungsstadien zeigen. Die reifen sind länglich und an beiden Seiten abgestumpft. Ihr Durchmesser beträgt höchstens den fünften Teil von dem des Stachelganges in seinem Anfangsteile. Die Ovarien entspringen über dem Chylusdarm, umgreifen ihn und münden erst kurz vor dem Stachelgang in den Uterus ein. Dieser ist ein kleiner dünner Schlauch, der sich zum Teil in die weite Stachelöffnung einsenkt. Infolgedessen sind die Anhänge des Uterus, bestehend aus den beiden Drüsen und dem Receptaculum seminis lang gestielt, damit sie mehr in das Innere des Abdomens verlegt werden. Die Schmierdrüse ist verhältnismäßig groß. Der Gift-

apparat läßt sich in seiner eigenartigen Modifikation am ehesten mit dem der *Theronia atalantae* vergleichen. Er besteht aus vier Drüsenschläuchen, die an zwei bis drei Stellen zu weiten birnenförmigen Blasen aufgetrieben sind; die einzelnen Schläuche verzweigen sich in zwei oder drei Äste, die mit einer ebensolchen Anschwellung enden. Die vier Schläuche vereinigen sich direkt zu einem gemeinsamen dünnen Gang, der ihr Secret in den Stachel führt. Öffnet man das Abdomen des Tieres, so zeigt sich das letzte Drittel über und über mit diesen birnenförmigen Blasen erfüllt. Der Übersichtlichkeit wegen habe ich in der Abbildung viele von diesen Blasen und den ganzen vierten Drüsenschlauch weggelassen. Interessant ist schließlich noch die Verteilung der fünf Abdominalganglien. Das erste liegt an der Stelle, wo der Kropf in den Chylusdarm übergeht, also schon in der Mitte des Abdomens, während es sonst meist noch im Hinterleibsstiel seinen Platz hat. Die andern vier drängen sich in der Nähe des Stachelganges dicht zusammen und sind nur durch kurze Connective von einander geschieden. Das letzte, die andern an Größe weit zurücklassende Ganglion liegt dem Uterus an und wird von den beiden Ovidukten umfaßt.

3. Ophiontypus.

Ophion luteus L. (Taf. IX, Fig. 8).

Henneguy beschreibt in seinem »Les Insectes« betitelten Buche auf S. 163—165 einen von der üblichen Form prinzipiell abweichenden Bau der Geschlechtsorgane bei *Aphidius*: Les ovaires de quelques Insectes (Ichneumonides, Culicides, Cécidomyides et peut-être de quelques autres groupes mal étudiés) présentent une disposition spéciale différente de celle de la majorité des autres Hexapodes. Balbiani a bien étudié cette structure, et j'ai pu vérifier sa description chez un *Aphidius*, parasite des Pucerons du Rosier. Chaque ovaire est constitué par une poche unique se continuant avec l'oviducte. Cette poche contient dans son intérieur un certain nombre de follicules libres; les jeunes follicules occupant la partie terminale de la poche sont arrondis. Ils sont formés par une paroi de cellules épithéliales aplaties et de cellules toutes semblables entre elles. Les follicules plus avancés dans leur développement sont ovoïdes et présentent, à l'une de leurs extrémités, une cellule plus grosse qui est le jeune ovule différencié; les autres cellules représentent les éléments vitellogènes. Vers la partie moyenne de la poche ovarique, les follicules ont la forme d'un bissac, dont l'une des moitiés contient les cellules vitellogènes et l'autre ren-

ferme l'oeuf rattaché par un pédicule à ses cellules vitellogènes. Enfin à la partie postérieure de l'ovaire, ou dans toute l'étendue de la poche, chez les fémelles prêtes à pondre, on ne trouve plus que des oeufs allongés, entourés encore d'une mince couche épithéliale; les cellules vitellogènes ont disparu ou il en reste encore quelques traces.

Chez les Chironomus et les Cousins, la poche ovarique renferme aussi de nombreux follicules libres contenant chacun un ovule et de grosses cellules vitellogènes, comme dans les autres Diptères. METSCHNIKOFF (1866) avait dejà vu que, dans les larves paedogénésiques des Cécidomyies, l'ovaire est une poche renfermant des oeufs libres.

Les ovaires, examinés chez les larves et les nymphes, ont la forme de sacs allongés, présentant dans leur intérieur un axe central, creusé d'un canal en continuité avec l'oviducte, et autour duquel sont insérées de nombreuses petites gaines ovariques, disposées en verticilles (also senkrecht zur Achse). A un stade plus avancé, l'axe central se résorbe et les gaines ovariques deviennent libres dans le sac. Chaque gaine comprend d'abord plusieurs chambres ovulaires qui renferment un ovule et des cellules vitellogènes; mais une seule de ces chambres, celle qui était la plus voisine de l'axe, se développe et finalement on trouve la même disposition que chez l'*Aphidius*. Il est possible que dans l'ovaire de l'*Aphidius* il existe aussi primitivement un axe central qui disparaît par résorption. Cette disposition de l'ovaire est probablement primitive et dérive sans doute de celle qui existe chez *Anurida maritima* et quelques autres Thysanoures, dans lesquels le tube ovarique contient des groupes cellulaires à divers états de développement, chacun de ces groupes renfermant un ovule et plusieurs cellules vitellogènes.

Ähnliche Beobachtungen glaubte ich auch bei mehreren Ophioninen gemacht zu haben. Präpariert man manche im Spätherbst gefangene Exemplare, so fallen besonders zwei längliche dünnhäutige Säcke auf, in denen die Eier ohne weitere Hülle dicht nebeneinander geschichtet liegen. Man ist versucht, diese Säcke auf den ersten Blick für die Ovarien von der oben beschriebenen Art zu halten. In Wahrheit handelt es sich jedoch nur um Ovidukte; die Ovarien sind bei älteren Tieren meist fast leer und verschwinden direkt vor der Masse der Ovidukte. Am deutlichsten tritt diese Erscheinung bei *Angitia* zutage (Textfig. 22), wo man die Ovarien ihrer Durchsichtigkeit wegen anfangs überhaupt nur schwer unterscheiden kann. Es scheint überhaupt die Tendenz zu bestehen, daß gerade bei den kleineren Ophioniden die Ovidukte vor den Ovarien stark in den Vordergrund treten.

So liegt die Vermutung nahe, daß auch BALBIANI bei der außerordentlich geringen Größe des *Aphidius* irrtümlicherweise die Ovidukte für die Ovarien gehalten oder auch die oft sehr dünnen Wände der Eiröhren ganz übersehen hat. Daher ist wohl auch die Annahme HENNEGUYS, daß die Anordnung der Eiröhren senkrecht zu einer Achse für *Aphidius* ursprünglich sei, nur mit großer Vorsicht aufzunehmen.

Bei jüngeren Formen dagegen, besonders in der Gattung *Ophion* selbst, stehen die Ovidukte den Ovarien an Masse bedeutend nach. Im allgemeinen sind die Ovarien der Ophioniden weniger in die Länge gestreckt als bei den Ichneumoninen und Pimplinen, sondern gehen mehr in die Dicke und zeichnen sich dabei durch einen großen Reichtum an Eiern aus. Die beiden Ovarien schließen sich in ihrem ganzen Verlauf dicht zusammen, so daß sie einen einzigen, dem Chylusdarm aufliegenden Ballen bilden. Man kann sie nicht von einander trennen, ohne einige Eiröhren zu zerreißen. Nur der Abgang der beiden Ovidukte läßt darauf schließen, daß das Ovarium doch aus zwei von einander isolierten Teilen besteht. Die Abbildung Taf. IX, Fig. 8 zeigt den Geschlechtsapparat eines jungen *Ophion luteus* von der ventralen Seite aus. Die ziemlich langgestreckten Ovarien sind infolge Platzmangels an der Spitze etwas zusammengestaucht. Sie lassen die einzelnen Eiröhren auf dieser Seite deutlicher erkennen, als wenn man sie dorsal betrachtet. Jedes Ovarium beherbergt 10—15 Eiröhren, in denen man alle Entwicklungsstadien der Eier von den jüngsten Eizellen an bis zum fertigen Ei perlenschnurförmig aufgereiht liegen sieht. Da die beiden Ovidukte ziemlich zweimal so lang sind wie die Ovarien, sind sie bei dem geringen, ihnen noch zur Verfügung stehenden Raum zu großen Schleifenwindungen gezwungen.

Außer der Eileitung scheint den Ovidukten noch eine besondere Funktion zuzukommen; gewisse Anzeichen lassen darauf schließen. Bei jüngeren Formen der Gattung *Ophion*, wie z. B. bei dem vorliegenden *Ophion luteus*, weisen die Ovidukte in ihrer ersten Hälfte keinen inneren Hohlraum auf, sondern sind massiv, so daß also jede Verbindung der hinteren Teile der Geschlechtswege mit den Ovarien unterbrochen ist. Und doch findet sich die zweite, stark angeschwollene Hälfte der Ovidukte, selbst bei ganz jungen Tieren, prall mit Eiern angefüllt, die fest in dasselbe gelbe Gewebe eingebettet sind, aus dem auch der massive Teil der Ovidukte besteht. Sie zeigen noch keine vollkommene Reife; denn die Eischale hat sich noch nicht aus dem Dotter herausdifferenziert, während sie bei reifen Eiern deutlich vom Dotter abgehoben ist, meist sogar eine braune Färbung annimmt. Ob diese Eier

schließlich doch schon als junge Keime aus den Ovarien hierher gelangt sind, oder ob sie, was fast anzunehmen ist, selbständig im Ovidukt angelegt worden sind, läßt sich ohne histologische Untersuchungen schwer entscheiden. Jedenfalls legt die Tatsache, daß hier unreife Eier im Ovidukt zur Reife gelangen, den Schluß nahe, daß sich bei der Gattung *Ophion* die Ovidukte physiologisch gar nicht sehr von den Ovarien unterscheiden. Bei den meisten andern Vertretern der Ophioninen reifen die Eier dem Anschein nach schon im Ovarium völlig aus, so daß also die Ovidukte ausschließlich der Eileitung dienen. Allerdings könnte man meinen, würden für diesen Zweck viel kürzere Ovidukte genügen. Vielleicht stellen sie in diesem Falle auch Sammelreservoire dar, damit das Tier im Bedarfsfalle möglichst viel Eier zur Verfügung hat. So läßt sich die oft ganz enorme Länge und Dicke der Ovidukte erklären. Die Gattung *Ophion* zeigt weiter die Eigentümlichkeit, daß wahrscheinlich schon unreife Eier abgelegt werden. Wenigstens habe ich zu verschiedenen Malen im Uterus, zweimal sogar im Stachelgang, unreife Eier mit noch nicht differenzierter Eischale aufgefunden; es ist sehr wahrscheinlich, daß sie auch abgelegt worden wären; Furchungserscheinungen innerhalb der Geschlechtswege habe ich, wie mehrfache Schnittversuche gezeigt haben, bei *Ophion* nicht gefunden.

Die auf Taf. IX, Fig. 8 vorliegende Abbildung von *Ophion luteus* läßt recht gut den Bau des Legestachels erkennen. Von der dorsal gelegenen Stachelrinne sieht man nur die beiden rechts und links hervorstehenden Backen, an denen die beiden letzten Segmente verankert sind. Die beiden ventralen Stachelgräten lassen zwischen sich unweit der Spitze eine längliche Öffnung frei, aus der das Ei durch die schiebenden Bewegungen der Stachelgräten herausbefördert wird. Sie enden ein Stück vor der eigentlichen Stachelspitze und lassen gerade noch die widerhakenförmige Einkerbung der Stachelschiene erkennen. Die Giftblase ist noch winzig klein und zusammengeschrumpft, dagegen sind ihre Drüsenschläuche schon weit entwickelt. Sie sind, wie bei allen Ophioninen nur kurz und in geringer Zahl vorhanden, dafür aber reichlich dick. Die Schmierdrüse stellt ein kurzes flaches Band mit kolbiger Endanschwellung dar. Ein Receptaculum seminis konnte ich trotz aller Vorsicht beim Präparieren nicht entdecken.

Ophion obscurus (Textfig. 13).

Es liegt ein ganz junges, im Juni gefangenes Insekt vor. Im Innern finden sich noch zum größten Teil Fettmassen. Die Gewebe der ein-

zelnen Organe sind weich, flockig und von gelblicher Farbe. Während die reifen Ovarien bei *Ophion* gewöhnlich so viel Raum einnehmen, daß sie den dünnhäutigen Kropf ganz zusammendrücken, sind sie hier als eine dünne Decke zwischen Darm und Rückenchitin eingezwängt. Kein einziges Ei ist nur annähernd ausgereift. Die langen Ovidukte sind in ihrer ersten Hälfte sehr dünn und massiv. In ihrem weiteren Verlaufe vergrößert sich ihr Durchmesser etwa um das Vierfache, und sie sind dicht gefüllt mit gelblich durchscheinenden Eiern, die zwar sämtlich weiter entwickelt sind als die letzten Eier in den Ovarien, aber noch lange nicht reif genannt werden können. Der zwischen ihnen freibleibende Raum ist mit demselben gelblichen Gewebe ausgefüllt, woraus auch die Wandung und der vordere massive Teil des Oviduktes besteht. Die Wand der Ovidukte ist auch keineswegs von diesem Gewebe abgesetzt; es handelt sich also kaum, wie man annehmen könnte, um eine im Innern des Oviduktes durch die Konservierung entstandene Fällung. Ausgestreckt würden die Ovidukte etwa dreimal so lang wie die Ovarien sein. Sie münden ohne besonderen Vorhof, wie ihn z. B. *Henicospilus* aufweist, in den birnenförmigen Uterus, der ein ziemlich großes Receptaculum trägt. Im Uterus, zum Teil schon im Stachelgang, steckt ein unreifes Ei, festgeklebt an das den Stachelgang erfüllende gelbliche Secret der »Giftdrüsen«. Giftblase und Giftgang haben einen gelblichen Farbton. Die Rectaldrüsen bilden mehrere Längsreihen von je vier kugeligen Anschwellungen (Textfig. 1 *d*).



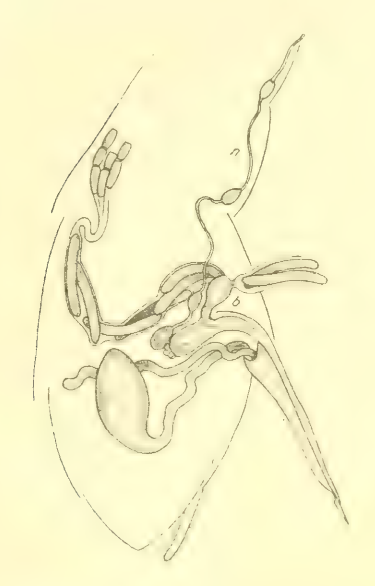
Textfig. 13.

Geschlechtsapparat eines ganz jungen *Ophion obscurus*. *or*, Ovarium; *od*, Oviducte (die Pfeile deuten die Richtung der Eiwanderung an); *s*, Schmierdrüse: die Giftblase liegt unter den nach hinten zu stark anschwellenden Oviducten versteckt, nur der Giftgang ist sichtbar; *r*, Recept. sem.

Henicospilus ramidulus (Textfig. 14).

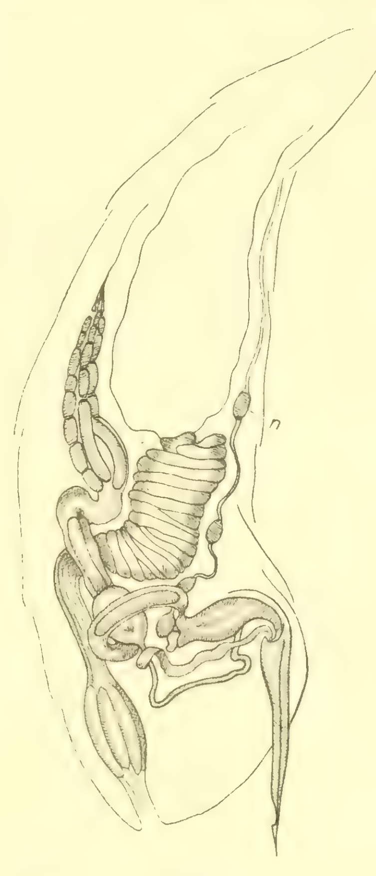
Der größeren Deutlichkeit halber wurde ein im Herbst gefangenes Tier gezeichnet, das schon fast alle Eier abgelegt hat. Der

eine Ovidukt ist kurz vor dem Uterus abgerissen und umgelegt. Allem Anschein nach gelangen die wenigen noch im Ovarium liegenden Eier nicht mehr zur Ausbildung; sie sind klein, schwächlich und haben keine genügende Nahrung mehr, da der Fettkörper bis auf kleine Reste aufgezehrt ist. Die Ovidukte enthalten indessen noch je sechs reife Eier mit kräftiger brauner Eischale. Die beiden Ovidukte münden in einen blasigen Vorhof *b*, der seinerseits durch einen engen Kanal in den eigentlichen Uterus einläuft. Der Darmkanal weist zwischen Kropf und Chylusdarm einen gut ausgebildeten Muskelmagen auf. Die Giftblase hat gelbliche Färbung.



Textfig. 14.

Geschlechtsapparat von *Henicospilus ramidulus*. Der rechte Oviduct ist abgerissen und umgeklappt, um den Vorhof *b* des Uterus sichtbar zu machen; der linke enthält sechs reife Eier; das Ovarium nur angedeutet. Die Ganglienkette *n* endigt am Uterus; das Endganglion legt sich dicht an das Recept. sem. an. Die Drüsenschläuche der Giftblase sind nicht eingezeichnet.



Textfig. 15.

Anatomie von *Campoplex* spec.? Nur der rechte Oviduct abgebildet; er umschlingt die Giftblase. Das Endganglion des Nervensystems *n* legt sich an das Recept. sem. an. Zwischen Nervensystem und Ovarium der Darmkanal, (Kropf, Chylusdarm, längsgestreifter Enddarm mit Rectaldrüse.)

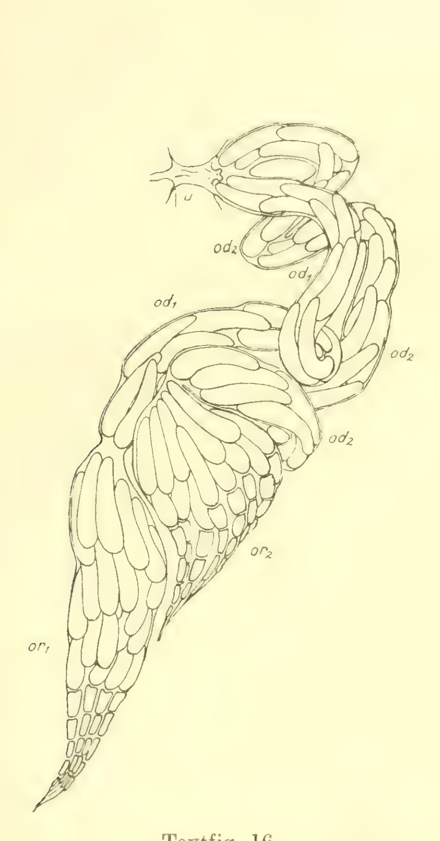
Campoplex spec.? (Textfig. 15).

Der Bau des Geschlechtsapparates ist ganz derselbe wie bei der Gattung *Ophion*. In der Jugend sind die Ovarien so voluminös, daß sie den ganzen Querschnitt des Abdomens erfüllen und nur noch Platz für den Darmkanal freilassen; gegen Ende des Sommers schrumpfen sie immer mehr zusammen und reduzieren ihren Eibestand ganz bedeutend. In den Eiröhren beobachtet man besonders bei jüngeren Formen einen kontinuierlichen Übergang in der Entwicklung der Eier; ein Zeichen für die Reife ist eine dunkelbraune Färbung der Eischale. Die Abbildung zeigt einen im Herbst gefangenen *Campoplex*. Die Mehrzahl der Eiröhren hat ihre Funktion schon eingestellt; sie sind z. T. gar nicht mehr sichtbar, z. T. enthalten sie nur noch gänzlich unentwickelte Eizellen. Zwei Eier in den Ovarien und vier in den Ovidukten bilden die letzten Reste der früheren Eifülle. Giftblase und Giftgang sind ihres häutigen Gewebes halber kaum zu erkennen. Das Drüsensystem wird dargestellt durch zwei kurze, dicke Schläuche, die durch einen gemeinsamen Stamm seitlich in die Giftblase einmünden. Das Intestinum zeigt weiße Längsstreifen und ist kurz vor dem After mit einem dichten Kranz kräftiger, langgestreckter Rectaldrüsen besetzt.

Lissonota cylindrator Vill. (Textfig. 16).

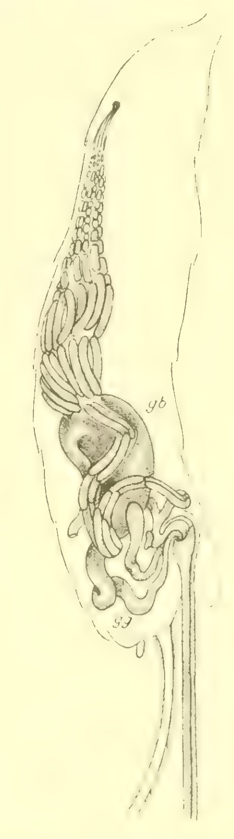
Die Abbildung will die reiche Eifülle und die für *Lissonota* typische eigenartige Verschiebung der beiden Ovarien veranschaulichen. Diese sind so umfangreich, daß sie nebeneinander in dem ziemlich schmalen Abdomen keinen Platz haben, sondern gezwungen sind, sich hintereinander zu lagern. Aus diesem Grunde haben sie auch keinen gemeinsamen Ursprung mehr, sondern jedes läuft für sich in eine feine Spitze aus und ist auch durch ein besonderes Ligament aufgehängt. Ovarien und Ovidukte sind mit keulenförmigen Eiern vollgestopft, von denen die am weitesten entwickelten eine ringförmige braune Zone um das kolbige Ende tragen. Sonderbarerweise scheinen die Eier in den Ovarien weiter in der Entwicklung vorgeschritten zu sein als die in den Ovidukten liegenden, da diese die ringförmige braune Zone nicht erkennen lassen, wenn anders überhaupt auch hier die Braunfärbung der Eischale wie bei *Ophion, Henicospilus, Campoplex, Paniscus, Tryphon* ein Kriterium für die Reife der Eier darstellt. Außerdem nehmen sie an Größe ab, je näher sie dem Uterus gelegen sind. Es macht den Anschein, als ob in der ersten Zeit die Eier in den Ovarien noch gar nicht

völlig ausreiften und die Eiablage schon vor der vollkommenen Reife vor sich ginge. Der im Verhältnis zu dem gesamten Geschlechtsapparat sehr kleine Uterus erinnert an die Ichneumonen, insofern als er flach



Textfig. 16.

Eigenartige Lagerung der Ovarien bei *Lissonota cylindrator* Vill. or_1, od_1, linkes Ovarium mit dem dazu gehörigen Oviduct; or_2, od_2, rechtes Ovarium mit Oviduct; *u*, Uterus.



Textfig. 17.

Geschlechtsapparat von *Lissonota sulphurifera* Gr. *gb*, die von den beiden Oviducten umschlossene große Giftblase (Drüsenschläuche nicht eingezeichnet); *gg*, Giftgang.

gedrückt ist und an derselben Stelle wie die Ichneumonen das Receptaculum trägt. Der Stachel ist lang und dünn; vielleicht ist aus diesem Grunde die Schmierdrüse so kräftig entwickelt. Dem äußeren Habitus nach möchte man *Lissonota* für eine Pimplide halten.

Lissonota sulphurifera Gr. (Textfig. 17).

Die Ovarien sind wieder in der oben beschriebenen Weise gegeneinander verschoben. In der Abbildung ist nur das oben liegende Ovarium

eingezeichnet. Interessant ist an dem Präparat die riesige Giftblase, die den Darmkanal aus seinem angestammten Platz ganz ventralwärts drängt, so daß er eben noch zwischen den sich vereinigenden Ovidukten und der Giftblase einen Durchgang findet. Ein dicker, sich allmählich verjüngender Gang führt ihren Inhalt in den Stachel. Am andern Ende läuft sie in einen kurzen Schlauch aus, in den mehrere dicke Drüsenschläuche einmünden (in der Abb. weggelassen). Sie ist grau gefärbt und fühlt sich hart an; zu beiden Seiten liegen ihr fest die beiden Ovidukte auf. Der Uterus ist ein dünner Schlauch, der mit einem scharfen Knie in den Stachel einläuft und dorsal ein Receptaculum trägt.



Textfig. 18.

Geschlechtsapparat von *Pyracmon melanurus* Holmg. *or.* Ovarium; *od.* linker Ovidukt; *s.* die riesige Schmierdrüse; *g.* der rudimentäre Giftapparat.

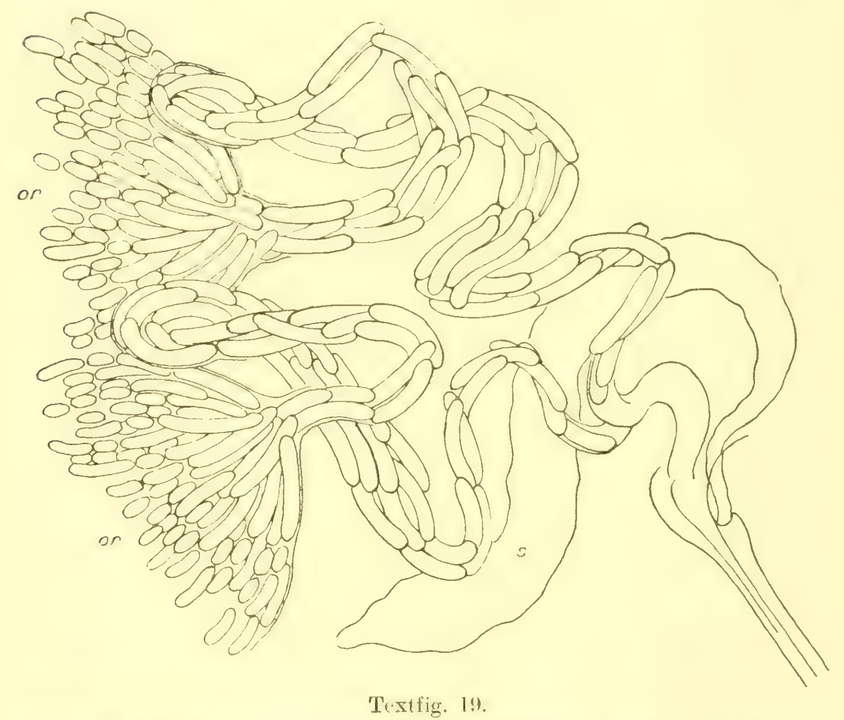
Pyracmon melanurus Holmg. (Textfig. 18). gehört mit zu den kleinsten Schlupfwespen. Die Ovarien treten gegenüber den langen, reich mit Eiern erfüllten Ovidukten fast ganz in den Hintergrund. Sie sind kurz und bestehen aus je etwa 10 Eiröhren, in denen die Eier perlenschnurähnlich aufgereiht sind und alle Entwicklungsstadien zeigen. Der Durchmesser der Ovidukte ist im Anfang etwa halb so groß wie der eines Ovariums; es finden in diesem weiten Schlauche bequem sechs Eier nebeneinander Platz. Allmählich verengt sich der Schlauch, so daß kurz vor dem Uterus nur höchstens noch zwei Eier nebeneinander liegen können. An Länge überragen die Ovidukte die Ovarien etwa um das Fünffache. Sie repräsentieren neben denen der *Echthrodoca conflagrata* die längsten Ovidukte, die mir je vorgekommen sind. Dabei sind sie in ihrer ganzen Länge mit Eiern

vollgestopft, welche bei der Reife seitlich etwas zusammengedrückt und braun gefärbt sind. Der birnenförmige Uterus läßt an seinem Hinterende an der Einmündung der Ovidukte ein Receptaculum erkennen. Der Giftapparat macht einen rudimentären Eindruck, wenigstens der winzigen, verkümmerten Giftblase nach zu urteilen; sie ist etwa nur halb so lang wie ein Ei und wird durch zwei haardünne Drüsenschläuche gespeist. Der ganze Giftapparat scheint außer Funktion gesetzt zu sein. Um so mächtiger ist die Schmierdrüse entwickelt, die gerade ausgestreckt im Abdomen kaum Platz finden würde. Sie besteht aus einem blind geschlossenen Schlauche, der gegen das freie Ende zu allmählich immer weiter wird, so daß er schließlich denselben Durchmesser wie die Ovidukte nach ihrem Austritt aus den Ovarien annimmt. Dadurch, daß die Schmierdrüse eine große Schlinge bildet, bleibt sie auf den hinteren Teil des Abdomens beschränkt und schließt sich ziemlich innig an die Ovidukte an, so daß man sie beim Präparieren leicht verletzt. Ob die so außerordentlich kräftig entwickelte Schmierdrüse dieselben Funktionen verrichtet, wie das bei den meisten andern Formen beobachtete homologe, aber viel kleinere Gebilde oder ob sie ihre Funktion gewechselt hat, vielleicht gar die Rolle des Giftapparates übernimmt, das läßt sich ohne weiteres nicht entscheiden. Sicher ist, daß die Eiablage in andrer Weise vor sich geht, als in der bei *Ophion* beschriebenen. Ich bin der Meinung, daß sie in den einzelnen Fällen je nach der Lebensweise besonders spezifiziert ist, daß man also ein allgemeines Schema überhaupt nicht aufstellen kann. Darauf deutet auch die in den einzelnen Fällen so außerordentlich verschiedene Gestaltung des Legestachels und seiner Drüsenapparate hin. Durchgehend besteht aber die Beziehung, daß, wenn der Giftapparat schwach entwickelt oder gar auf einige Überbleibsel reduziert ist, die Schmierdrüse sich einer um so kräftigeren Ausbildung erfreut. Ein analoges Verhalten findet man bei

Echthrodoca conflagrata (Textfig. 19).

Auch hier ist der Giftapparat anscheinend vernachlässigt, insofern als eine Giftblase ganz fehlt und die allerdings normal entwickelten Drüsenschläuche ihr Secret direkt zum Stachel führen. Dafür ist die Schmierdrüse umso besser bedacht. Sie hat einen weiteren Durchmesser als die Ovidukte und ist reichlich lang. Eigentümlich sind die Ovarien gebaut. Die einzelnen Eiröhren spreizen sich fächerförmig von der Einmündung der Ovidukte auseinander, so daß die Ovarien wegen

ihrer Breite nur übereinander Platz finden. Die vorderen Hälften sind nicht mehr sichtbar, da sie wahrscheinlich nach Einstellung ihrer Funktionen abgestorben sind. In der Abbildung sind die beiden Ovidukte getrennt von einander wiedergegeben, ebenso sind der Übersichtlichkeit wegen die Ovidukte besonders zurechtgelegt. Die Ovidukte sind etwa sechs bis siebenmal so lang wie die Ovarien und beherbergen eine Unmenge Eier. Nach hinten zu nehmen sie allmählich an Dicke ab und münden ziemlich dünn in einen einfachen schlauchförmigen



Textfig. 19.

Ovarien und Oviducte von *Echthrodoca conflagrata*. *or*, Ovarien, die in Wirklichkeit aufeinander liegen. Die Oviducte sind stark gewunden. *s*, Schmierdrüse.

Uterus ein. Ein Receptaculum seminis konnte ich trotz aller Vorsicht beim Präparieren nicht entdecken. Ich glaube bestimmt, daß es bei vielen Ichneumoniden wirklich fehlt und nicht nur übersehen worden ist. Deshalb brauchen sich diese Formen allerdings noch lange nicht parthenogenetisch fortzupflanzen, da es fraglich erscheint, ob die zweigeschlechtliche Entwicklung überhaupt an das Vorhandensein eines Receptaculum seminis gebunden ist. Vielleicht wird das Sperma hier in andrer Weise als gewöhnlich untergebracht, oder die ganze Art der

Begattung ist überhaupt verschieden. Interessant ist ferner, daß die beiden letzten Ganglienknoten zu einem einzigen länglichen Ganglion zusammenfließen, während sie bei allen andern Formen immer noch durch zwei Connective von einander getrennt sind.

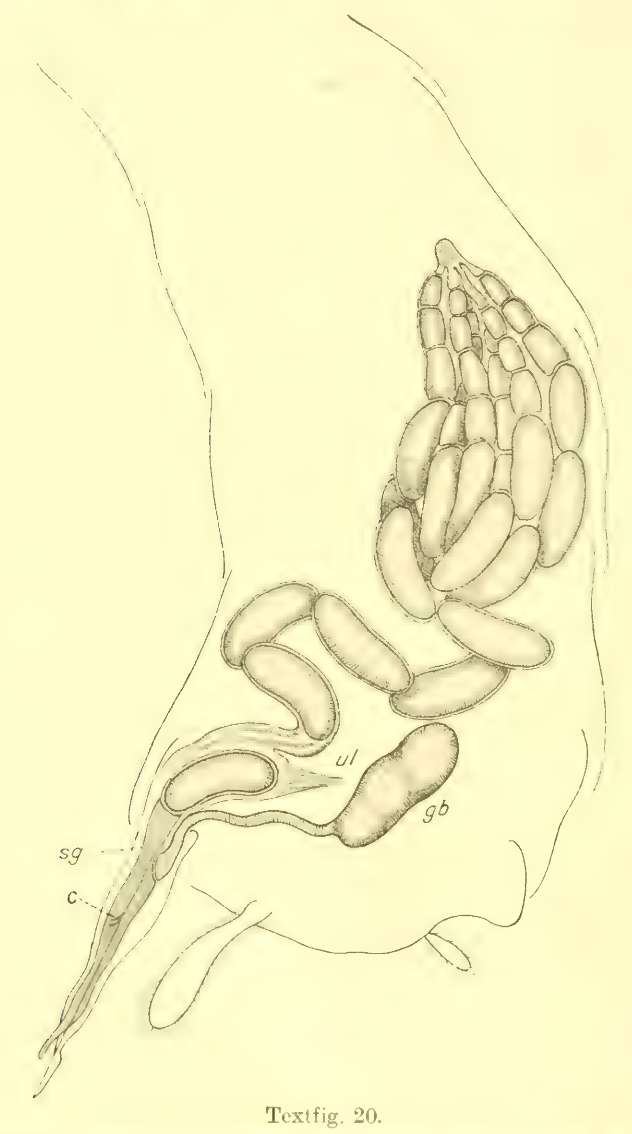
Xenoschesis fulvipes Gr. (Taf. X, Fig. 16 und 13).

Jedes Ovarium enthält etwa 15 Eiröhren, deren Eier ihrem Entwicklungsgrade nach ganz regelmäßig angeordnet sind, so daß sich die Eiröhren wie eine Kette mit aneinandergereihten, immer kleiner werdenden Perlen ausnehmen. Die Ovidukte zeigen die Eigentümlichkeit der jungen Ophioniden. Sie stehen mit den Ovarien durch einen langen massiven Hals in Verbindung. In ihrem weiteren Verlaufe schwellen sie sehr stark an und erreichen bald die Dicke der Ovarien. Ihre Wandung besteht aus einem weichen Gewebe, das an seiner Innenseite zahlreiche Falten und Rillen ähnlich dem Blättermagen eines Rindes aufweist. Von diesen Falten heben sich ungefähr in der Mitte des Oviduktes zwei deutlich differenzierte bohnenförmige Auswüchse ab, deren Bedeutung mir unerklärlich ist. In den Ovidukten liegen einige Eier, die gegenüber den letzten in den Ovarien untergebrachten in der Entwicklung entschieden zurück sind. Es scheinen also auch hier den Ovidukten noch besondere Funktionen zuzukommen. Sie münden in einen runden schlauchförmigen Uterus, der dorsal die letzten beiden Ganglien trägt. An das Endganglion lehnt sich ein traubenförmiges Receptaculum seminis an, das sich bei näherem Zusehen als ein Knäuel von vier bis fünf blind geschlossenen Schläuchen darstellt. Die verhältnismäßig kleine Giftblase ist kugelrund und nimmt zwei Drüsenschläuche auf, die getrennt von einander rechts und links einmünden. Der Inhalt der Giftblase ist hart, aber durchsichtig, man kann ihn durch den ganzen Stachelgang verfolgen. Die beiden Chitinlamellen der Stachelgräten greifen in die erhärtete Masse ein, ein Zeichen, daß der Legemechanismus dem der Ophioniden gleicht. Die Stachelschiene besteht nicht wie sonst aus einem einzigen Stück, sondern ist in der Mittellinie gespalten; der Spalt wird durch ein dünnes Chitinhäutchen geschlossen. Wahrscheinlich dient diese Vorrichtung dazu, den Stachelgang erweitern zu können.

Hadrodactylus typhae (Fouver) (Textfig. 20).

Infolge der kurzen und gedrungenen Gestalt der Eiröhren nimmt das Ovarium beinahe Kugelform an. Das Gewebe der Ovidukte ist so dünn und durchsichtig, daß man ihren Verlauf nur an den im Innern

aufgespeicherten Eiern erkennen kann. Sie münden durch einen kurzen gemeinsamen Gang in den Uterus. Der weite Stachelgang ist an-



Textfig. 20.

Geschlechtsapparat von *Hadrodactylus typhae*. Darlegung des Legemechanismus. *gb*, »Giftblase«; *sg*, erstarrtes Secret der Giftblase im Stachelgang; *c*, die in das Secret eingreifenden Chitinlamellen der Stechborsten; *ul*, Uterusligament.

gefüllt mit dem bekannten Secret, das sich sofort als das der »Giftdrüsen« feststellen läßt; denn einerseits hat es dieselbe Farbe und Be-

schaffenheit wie der Inhalt der Giftblase, anderseits kann man einen kontinuierlichen Übergang des Ausführkanals der Giftblase in die das Stachelinnere erfüllende Secretmasse erkennen. Diese setzt sich auch nach hinten in den Uterus fort und heftet sich hier an die Schale eines bereit liegenden Eies an, so daß bei jeder Vorwärtsbewegung der Secretmasse das Ei dieser Bewegung folgt. Die beiden Chitinlamellen der Stachelgräten stecken aufrecht in dem Secret fest. Bewegt man mit einer Nadel vorsichtig die Stachelgräten noch vorn, so wandert das Secret mit dem daran hängenden Ei auch mit. Ebenso klar liegen die Verhältnisse bei

Ctenopelma clypeata Holmg. (Textfig. 21).

Jedes Ovarium enthält 10—12 Eiröhren mit perlenschnurähnlich aneinander gereihten Eiern aller Entwicklungsstufen. Die kurzen, gerade gestreckten Ovidukte bringen die Eier in einen einfachen Uterus. Dieser trägt ein traubenförmiges Receptaculum wie *Xenoschesis*. Mächtig entwickelt ist der »Giftapparat«, dessen Giftblase von einem langen, gegen das Ende zu immer dicker werdenden, das halbe Abdomen durchziehenden Blindsack gebildet wird. Man kann daran deutlich eine doppelte Wandung erkennen, eine äußere durchsichtige Hülle und einen inneren weißlichen, undurchsichtigen Schlauch, der das Secret in sich birgt. Genährt wird die Blase von einer Reihe reich verzweigter Drüsenschläuche, die durch einen gemeinsamen Kanal ungefähr in der



Textfig. 21.

Geschlechtsapparat und Legemechanismus von *Ctenopelma clypeata* Holmg. *gb*, die große, doppelwandige »Giftblase« mit den seitlich in sie einmündenden Drüsenschläuchen *gd*; *gb*, Giftgang; *sg*, erstarrtes Secret der Giftdrüsen im Stachelgang, das sich nach rückwärts bis in den Uterus verfolgen läßt; *c*, die in das Secret eingreifenden Chitinlamellen der Stechborsten; *r*, Recept. sem. (traubenförmig); *s*, Schmierdrüse.

Mitte der Blase einmünden. Die Mündung des Giftganges ist ein Stück in den Legestachel eingesenkt. Daraus ergießt sich das Secret durch den ganzen Stachelgang und setzt sich auch nach hinten zu fort, wo es bis weit in den Uterus hinein zu verfolgen ist. Die Schmierdrüse ist fast noch länger als die Giftblase.

Perilissus filicornis Gr.

Das Receptaculum ist außerordentlich groß und setzt sich ebenfalls aus mehreren dünnen Schläuchen zusammen. Die Stachelrinne ist am Ende nicht widerhakenförmig eingekerbt wie die andern Ophioninen.

Bei

Allocamptus undulatus Gr.

bestätigen sich die schon bei *Hadrodactylus* und *Ctenopelma* gemachten Beobachtungen bezüglich des Eilegemechanismus. Außer den kurzen, fast kugeligen Ovarien ist Neues an dem Präparat nicht zu finden.

Protarchus rufus.

Der Geschlechtsapparat zeigt den gewöhnlichen Ophioninentypus. Der Uterus ist sehr dickwandig und trägt ein Receptaculum von eigentümlichem Bau. Es ist deutlich gestielt und besteht, wie ein Säugerhirn, aus zwei durch einen Spalt geschiedenen Hälften, deren jede sich aus einzelnen knäuelförmig aufgewundenen Schläuchen zusammensetzt. Die Schläuche beider Hälften vereinigen sich in dem Stiele des Receptaculums.

Erigloea resplendens Holmg.

ist wegen seines typischen Ophioninenbaues ebenso wie *Protarchus*, *Ctenopelma*, *Perilissus*, *Hadrodactylus* im Gegensatz zu Schmiedeknecht nicht zu den Tryphoninen zu rechnen.

Glypta spec.?

Das schlanke, lang gestreckte Abdomen und der dünne, letzteres an Länge noch überragende Legestachel geben dem Tier äußerlich ganz den Habitus einer *Pimpline*, unter denen sie Schmiedeknecht auch anführt. Doch der innere Bau ist typisch der einer Ophionine. Die noch im Hinterleibsstiel beginnenden Ovarien bestehen nur aus

drei bis vier Eiröhren und machen allerdings einen für eine Ophionine ziemlich spärlichen Eindruck. Zwei lange, gar keine Eier enthaltende Ovidukte von opalisierendem Schimmer führen zu einem einfachen schlauchförmigen Uterus. Die Schmierdrüse ist lang, dünnwandig und durchsichtig. Die hintere Hälfte des Abdomens wird von kräftigen Giftdrüsen durchzogen, die ihr Secret an eine längliche Giftblase abgeben. Man kann durch den langen dünnen Legestachel hindurch den Inhalt der Giftblase verfolgen, findet aber an den beiden Stachelgräten nicht die Chitinlamellen.

Phytodietus polygonias Gr.

wird von SCHMIEDEKNECHT neben *Echthrodoca, Glypta, Lissonota* zu den Pimplinen gezählt, ist aber seiner Anatomie nach entschieden unter die Ophioninen zu reihen. Wegen der Kürze des Abdomens werden die Ovarien so stark in den Hinterleibsstiel hineingedrängt, daß sich die Eiröhrenspitzen knäuelförmig aufwinden. Die Eiablage geht in gleicher Weise vor sich wie bei *Hadrodactylus* usw.

Catoglyptus fortipes Gr.

wird von SCHMIEDEKNECHT unter die Tryphoninen gerechnet, gehört aber seiner Anatomie nach auch zu den Ophioninen. Die Ovarien beginnen erst in der Mitte des Abdomens, setzen sich aus je 25—30 Eiröhren zusammen, die dünne, schlanke Eier führen und laufen in die beiden mit Eiern reich versehenen Ovidukte aus. Der Uterus trägt ein großes Receptaculum. Die Chitinlamellen der beiden Stachelgräten fehlen; ebenso der widerhakenähnliche Einschnitt an der Spitze. Die Eiablage wird also auf eine besondere Art vor sich gehen.

Trichomma fulvidens Wesm. (Taf. X, Fig. 17).

Obwohl die Ovarien eine unübersehbare Menge von Eiern besitzen, beschränkt sich doch der gesamte Geschlechtsapparat auf die hintere Hälfte des Abdomens. Die beiden Ovarien sind kurz, durchlaufen höchstens anderthalb Segmente, sind dafür aber umso dicker und füllen den Querschnitt des Abdomens so vollständig aus, daß der Darmkanal nur mit Mühe seinen Weg durch die Eiermenge findet und ganz der ventralen Chitinwand angedrückt wird. An Eiröhren faßt jedes Ovarium etwa 35 bis 40. In einer einzigen Eiröhre finden sich wiederum etwa 20—30 der kleinen birnenförmigen Eier aneinander gereiht. Von jedem Ovarium geht ein sehr langer Ovidukt aus, der sich in reichen

Windungen zum Uterus hinzieht. Er enthält eine lückenlose einfache Kette von Eiern, die dadurch entsteht, daß sich das eine Ei mit seinem zugespitzten Ende fest auf das dicke Ende des nächstfolgenden legt. Bei *Anomalon latro* liegen zwei solcher Ketten im Ovidukt nebeneinander. Der Giftapparat setzt sich zusammen aus einer in der äußersten Spitze des Abdomens gelegenen kugeligen Blase und zwei dicken in sie einmündenden Drüsenschläuchen. Der Giftgang ist weitlumig, aber dünnwandig und durchsichtig. Die kleinen Eier zeigen einen lebhaft opalisierenden Glanz.

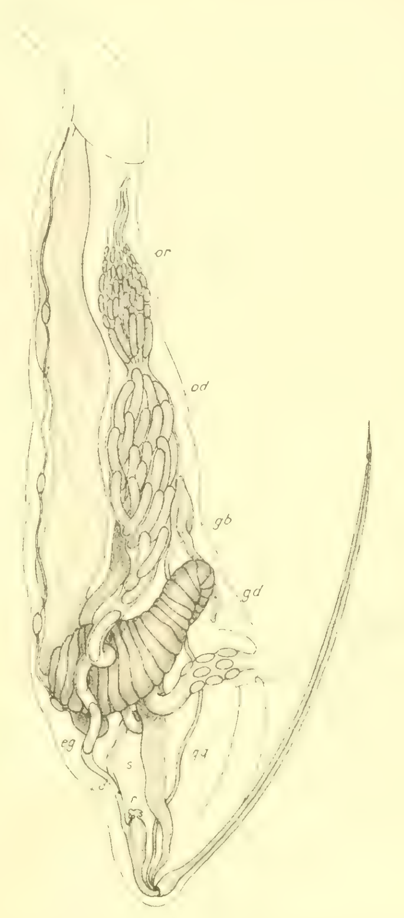
Anomalon latro Schrank.

Der Geschlechtsapparat wiederholt getreu den von *Trichomma fulvidens*, nur sind die Ovidukte noch länger und bergen eine doppelte Kette von Eiern. Es scheinen immer mehrere Eier zugleich abgelegt zu werden, wenigstens fand ich im Uterus einen Komplex von vier fest miteinander verkitteten Eiern, der darauf hindeutet.

Angitia spec.? (Textfig. 22).

Das Insekt gehört zu den kleinsten Schlupfwespen; seinen Legestachel trägt es auf dem Rücken, mit der Spitze nach vorn, so daß der Stacheleingang in die äußerste Spitze des Abdomens verlegt ist. Infolge dieser eigentümlichen Verschiebung werden die letzten Rückensegmente stark in einander gekapselt, während die sonst weit über einandergreifenden Bauchsegmente lang ausgezogen werden. Diese starken äußeren Verschiebungen haben auch eine entsprechende Änderung der Lagebeziehungen im Innern zur Folge. Der Darmkanal durchzieht nicht wie sonst das ganze Abdomen, sondern wird in seinem hinterem Abschnitt stark zusammengestaucht, wodurch der Chylusdarm fast rückläufig wird, und mündet ein großes Stück vor der Spitze des Abdomens auf dem Rücken aus. Der Kropf erstreckt sich so weit in das Abdomen hinein, daß er gerade gegenüber dem dorsal gelegenen After endet. Was dem Darmkanal an Platz verloren geht, das kommt den Geschlechtsorganen zugute, da sie sich bis zur Spitze des Abdomens lang ausstrecken können. Die Ovarien sind an sich sehr klein; sie bestehen aus etwa acht Eiröhren, deren Länge die eines Segmentes nicht überschreitet. Daran schliessen sich mit weiter Öffnung die beiden Ovidukte an, die in ihrem vorderen Abschnitt viel stärker als die Ovarien selbst sind, so daß man auf den ersten Blick diesen Teil der Ovidukte leicht für die Ovarien ansehen könnte, zu mal da sie prall mit kleinen wasserklaren Eiern angefüllt sind. Noch bevor die Ovi-

dukte den Chylusdarm umgreifen, nehmen sie schnell an Dicke ab, so daß schließlich nur noch ein einziges Ei in ihnen Platz findet. Sie vereinigen sich erst ein großes Stück hinter dem Chylusdarm. Aus diesem Grunde reicht das Endganglion gar nicht bis zu ihrer Vereinigung, geschweige denn bis zum Uterus hin, sondern legt sich einfach an den Chylusdarm an. Der Uterus trägt ein deutlich sichtbares Receptaculum. Die sehr weit nach vorn verlegte Giftblase hat ihren Platz dorsal über dem einen Ovidukt und wird nur durch einen einzigen kurzen Drüsenschlauch mit Secreten versehen. Die Schmierdrüse ist ziemlich weitlumig und endet unter dem Chylusdarm.



Textfig. 22.

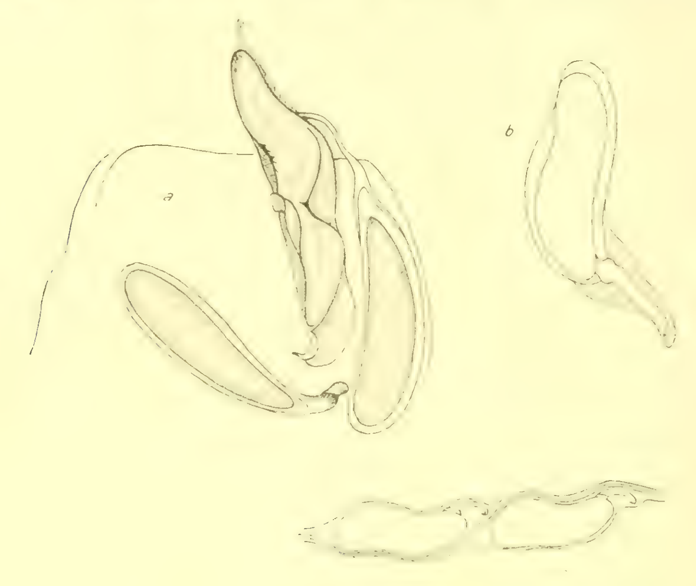
Anatomie von *Angitia* spec.? *or*, Ovarium; *od*, Ovidukt; *eg*, das am Chylusdarm anliegende Endganglion; *s*, Schmierdrüse, unter dem Chylusdarm endigend. *gb*, Giftblase; *gg*, Giftgang; *r*, Receptac. sem. Zwischen Nervenstrang und Ovarium liegt der Darmkanal; der Chylusdarm ist fast rückläufig; der Enddarm trägt linsenförmige Rectaldrüsen und mündet dorsal aus.

4. Tryphontypus.

Paniscus testaceus Gr. (Taf. IX, Fig. 10, Textfig. 23 *b* u. *c*.)

Der Geschlechtsapparat durchzieht in gerader Richtung das ganze Abdomen. Die Ovarien beginnen schon im Hinterleibsstiel, wo ihre Spitzen spiralig eingerollt sind. Die Anzahl der Eiröhren ist gering; sie beträgt vier bis fünf in jedem Ovarium. Da die Eier außerordentlich dick sind und infolge der seitlichen Abflachung des Abdomens nur höchstens zu dreien nebeneinander Platz finden, müßte die An-

zahl der Eiröhren noch mehr reduziert werden, wenn nicht auf einfache Weise für alle Eiröhren Raum geschafft würde. Die reifen Eier in den letzten Abschnitten der Eiröhren rücken nämlich soweit auseinander, daß in den dadurch entstandenen Zwischenraum immer ein Ei der benachbarten Eiröhre zu liegen kommt. Es brauchen also zwei hintereinander liegende reife Eier keineswegs derselben Eiröhre anzugehören (Textfig. 23*c*). Aus diesem Grunde ist auch der Verlauf der Eiröhren



Textfig. 23.

a, hinterer Teil des Abdomens von ***Tryphon brunniventris*** Holmg. Die Legeröhre ist durch die kräftige Stachelscheide verdeckt. Ein am Legestachel hängendes Ei wird vom letzten Bauchsegment umhüllt. Ein weiteres, noch im Oviduct liegendes Ei weist anstatt des Eistieles noch die chitinöse Haube auf. — *b*, junges Ei von ***Paniscus testaceus*** Gr. Der Stiel ist noch von einem Gewebe umhüllt, aus dem er sich wahrscheinlich bildet. — *c*, zwei Eier aus dem Ovarium von ***Paniscus testaceus***. Sie gehören zwei verschiedenen Eiröhren an, scheinen aber in ein und derselben Eiröhre zu liegen.

wenig übersichtlich; auch ihr Übergang in die Ovidukte ist nicht leicht festzulegen. Einige der Eiröhren enthalten in ihrer ganzen Länge nur junge Eizellen, die noch von Nährzellen begleitet sind. Im Ovidukt scheinen die Eier erst noch auszureifen, wie aus dem tieferen Braun der Eischale zu schließen ist. Sie sind tönnchenförmig gestaltet, an beiden Enden abgestumpft und seitlich zusammengedrückt, so daß die dicke Eischale auf der Unterseite eine scharfe Längsfirste bildet. Diese Längsfirste schließt kurz vor dem einen Ende mit einer Ringwallverdickung ab, auf der sich ein kräftiger Stiel erhebt. Er ist etwa

nur den vierten Teil so lang wie das ganze Ei und läuft rasch in eine Spitze aus, die sich zu einem feinen Häkchen krümmt. Vor diesem Häkchen sitzt an der Außenseite des Stieles ein kleiner Wulst von undurchsichtigem Gewebe, während der Stiel selbst aus der hyalinen durchsichtigen Eischalensubstanz besteht. Beim Durchgang durch den Ovidukt gehen die Eistiele voran. Der Uterus öffnet sich, wie schon vorn beschrieben, noch vor seinem Eintritt in den Stachelgang durch einen ventralen Längsspalt, so daß die Eier, die wegen ihrer Dicke unmöglich den Legestachel passieren können, schon vorher aus den Geschlechtswegen auszutreten vermögen, während der Stiel weiter im Innern verbleibt. Das im Uterus und Stachelgang vorhandene Secret läßt sich nicht bestimmt als das der Giftdrüsen nachweisen; man kann es aber nach analogen Erscheinungen bei andern Präparaten annehmen. Die große Giftblase zeigt eine milchweiße Färbung und fühlt sich weich an, ihre Drüsenschläuche sind nur in geringer Anzahl vorhanden und dabei bedeutend dünner als die MALPIGHIschen Gefäße. Ein Receptaculum seminis habe ich nicht finden können, der Gedanke an Parthenogenese liegt deshalb nahe. HENNEGUY schreibt S. 212: Enfin on a constaté la parthenogenèse accidentale chez des Ichneumonides (*Paniscus glaucopterus* SIEBOLD), (vgl. dazu CHUN, Bericht der SENCKENB. Naturf. Gesellsch. 1875—76, S. 136); weiter spricht er sich nicht darüber aus.

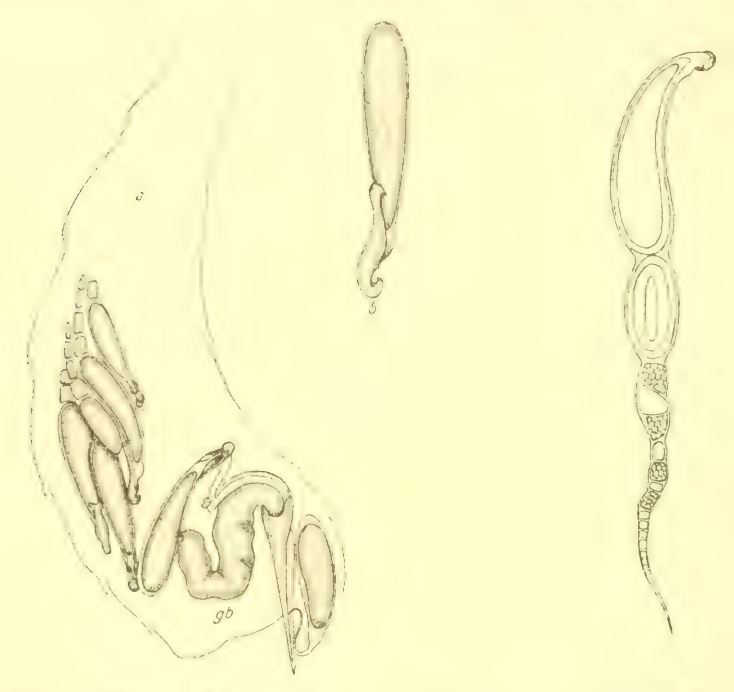
Paniscus gracilipes Thoms.

Das Präparat bestätigt im allgemeinen die schon bei *Paniscus testaceus* gemachten Beobachtungen und läßt ebenfalls deutlich erkennen, daß *Paniscus*, der ja immer zu den Ophioniden gerechnet wird, im Grunde genommen eigentlich nur die äußere Gestalt mit ihnen gemein hat. Schärfer als bei *Paniscus testaceus* tritt hervor, daß sich das letzte Segment wie bei *Tryphon* ein Stück über den Stachel vorschiebt, so daß die aus dem Uterus austretenden Eier gleichsam in eine schützende Tasche gelangen. Ein Receptaculum konnte ich auch hier nicht finden.

Tryphon (Textfig. 23*a*; Textfig. 24 bis 27).

Die beiden Ovarien setzen sich aus je acht Eiröhren zusammen. Diese zeigen einen Bau, wie ihn Textfig. 25 wiedergibt. Sie enthalten bis zur Hälfte junge Eianlagen mit dazwischen eingeschalteten Nährzellen; darauf folgt ein in der Entwicklung schon weiter fortgeschrittenes Ei von elliptischer Form, an dem jedoch noch kein Stiel zu erkennen ist. Den Abschluß bildet ein reifes Ei von definitiver

Form. Es hat längliche Gestalt und verjüngt sich allmählich nach vorn. Die Spitze ist bedeckt von einer kleinen, dunkelgefärbten chitinösen Haube, an deren Stelle sich später der ziemlich lange massive Stiel ansetzt. Diese Haube findet sich bei allen Tryphoniden und überzieht bei den meisten Formen eben nur die Spitze des Eies in der Gestalt eines kleinen dreilappigen Blattes; manchmal aber (*Tryphon rutilator*) ist sie ein ziemlich auffälliges Gebilde und bekleidet außer



Textfig. 24 *a* und *b*. Textfig. 25.

Fig. 24. a, Geschlechtsapparat von *Tryphon rutilator* Holmg. Das Ovarium enthält die mit chitinösen Hauben versehenen Eier. Das an der Legeröhre hängende Ei hat die Haube verloren und besitzt an ihrer Stelle einen dünnen massiven Stiel. — *b*, einzelnes Ei von *Tryphon rutilator* mit Eihaube. — Fig. 25. Eiröhre von *Tryphon trochanteratus* Holmg.

der Spitze noch einen großen Teil des Eies (Textfig. 24 *b*). Der Zweck dieser Eihaube ist mir völlig unbekannt. Jedesfalls findet sie sich auch noch bei den im Ovidukt liegenden Eiern, verschwindet aber spurlos, sobald das Ei aus dem Uterus ausgetreten ist; dann trägt das Ei an ihrer Stelle plötzlich einen Stiel, der wie bei *Paniscus* ebenfalls massiv ist, diesen aber an Länge bedeutend überragt. Was mit der Eihaube geschieht, und wo auf einmal der Eistiel herkommt, konnte ich bei keinem einzigen der vielen *Tryphon*-Präparate in Erfahrung

bringen. Die Ovidukte sind bei jungen Formen nicht mit Eiern angefüllt (Textfig. 27), bei älteren enthalten sie deren höchstens zwei, und zwar liegen sie hintereinander und sind mit der die Haube tragenden Spitze nach dem Uterus zu gerichtet. Der Uterus ist, wie bei den Ichneumonen und den meisten Pimplinen, gekniet, öffnet sich in seinem letzten Teil wie bei *Paniscus* und läßt den Eikörper austreten, während der Stiel in dem den Stachelgang ausfüllenden Secrete der »Giftdrüsen« haften bleibt und mit diesem durch den bekannten Mechanismus allmählich am Stachel entlang geschoben wird. Das letzte Bauchsegment greift zum Schutze der austretenden Eier und des gesamten Legeapparates weit über den Stachel vor (Textfig. 23 *a* und 24 *a*). Denselben Zweck verfolgen anscheinend auch die kräftigen mit scharfen Kanten und Firsten



Textfig. 26.



Textfig. 27.

Fig. 26. Geöffnete Legeröhre von *Tryphon rutilator*. *gb*, die in der Mitte des Legestachels ausmündende »Giftblase«; *sg*, das erstarrte Drüsensecret der Giftblase, das sich nach hinten zu in den Uterus fortsetzt. Links eine der beiden Stechborsten mit der Chitinlamelle *c*.

Fig. 27. Geschlechtswege von *Tryphon trochanteratus* Holmg. *or*, reife Eier des Ovariums, das nicht vollständig gezeichnet ist; *od*, ungefüllte Oviducte; *r*, Recept. sem.; *ul*, Uterusligamente.

versehenen breiten Stachelscheiden (Cerci), die in der Ruhelage den Stachel völlig umhüllen (Textfig. 23 *a*). Die Legeröhre hat die Gestalt eines Vogelschnabels (Textfig. 26); sie beginnt mit sehr breiter Mündung, verjüngt sich aber rasch. Die Giftblase hat keinen besonderen Ausführgang, sondern läuft, so breit sie ist, direkt in den Stachelgang ein, um erst in der Mitte auszumünden. Ihr Secret erfüllt den Stachel bis zur Spitze und ragt sogar weit daraus hervor, anderseits setzt es sich auch nach hinten bis in den Uterus fort. Man vermag bei einiger Vorsicht die Giftblase und ihr Secret mit dem daran hängenden Ei aus dem Stachelgang herauszuheben. Die beiden Stachelgräten weisen immer die Chitinlamellen auf, die das Drüsen-

secret weiterschieben. Bei den Tryphoniden treten nie mehrere Eier zugleich hintereinander aus dem Uterus aus, wie z. B. bei *Polyblastus*, sondern erst, wenn das am Stachel hängende Ei abgelegt ist, folgt ein weiteres nach. Embryonen habe ich in den Eiern von *Tryphon* selbst nie finden können. Eine Schmierdrüse ist nicht vorhanden. Offenbar ist sie überflüssig und wird deshalb überhaupt nicht angelegt.

Dispetes praerogator Gr. (Taf. X, Fig. 14).

Der äußere Habitus sowohl wie auch der innere Bau kommt dem der Tryphoniden ziemlich gleich. Die Ovarien setzen sich aus vier Eiröhren zusammen, von denen drei je zwei, eine sogar drei große reife Eier enthalten. Die Ovidukte sind gerade so lang, daß zwei Eier hintereinander darin Platz finden. Die Eier sind seitlich zusammengedrückt und erhalten so die Gestalt eines Zwiebacks. Je mehr sie sich dem Uterus nähern, umso voller und runder werden sie. Die Stiele werden im Gegensatz zu denen der Tryphoniden schon innerhalb des Ovariums in ihrer definitiven Form ausgebildet. Sie sind kurz, kräftig und wie bei *Paniscus* und *Tryphon* ebenfalls massiv. Der Stiel ist am Ende mit derselben schon bei *Tryphon* erwähnten Kappe bedeckt, die auch hier spurlos verschwindet, sobald das Ei die Geschlechtswege verlassen hat. Am Uterus ist selbst bei der sorgfältigsten Untersuchung kein Receptaculum aufzufinden. Er öffnet sich vor seiner Einmündung in den Legestachel durch einen Längsspalt, der den Eiern den Austritt in die von dem letzten weit vorgeschobenen Bauchsegmente gebildete Tasche ermöglicht. Ein am Stachel hängendes Ei hat sich schon so weit entwickelt, daß man einen Embryo mit deutlich abgegliedertem Kopfabschnitt darin unterscheiden kann. Das Kopfende liegt an der dem Stiele entgegengesetzten Seite des Eies, ein Zeichen, daß der Embryo in derselben Weise, wie bei *Paniscus*, seine Eischale verläßt. Die »Giftblase«, die ebenfalls das zur Beförderung der Eier nötige Secret ausscheidet, ist sehr klein, besitzt, wie es scheint, überhaupt keine Drüsenanhänge und läuft, wie bei *Tryphon*, ohne besondern Gang direkt in den Legestachel ein. Eine Schmierdrüse ist ebensowenig wie bei *Tryphon* vorhanden.

Polyblastus cothurnatus Gr. (Taf. X, Fig. 11, 12 und 15; Textfig. 28).

Die Dicke der Eier hat zur Folge, daß sich ihre Anzahl in jedem Ovarium auf vier beschränkt. Drei bis vier nebeneinander liegende Eier füllen schon den gesamten Querschnitt des Abdomens aus. Ein

kurzer enger Gang führt sie in den geknieten Uterus. Ein Receptaculum ist nicht zu finden. Textfig. 28 gibt eine ventrale Ansicht des Uterus wieder. Man kann deutlich die spaltförmige Öffnung erkennen, durch die die Eier den Uterus verlassen. Im Gegensatz zu *Tryphon* sammeln sich die Eier bei *Polyblastus* zahlreich am Stachel an, damit wahrscheinlich dem Tiere im Bedarfsfalle sofort eine größere Menge zur Verfügung steht. Öffnet man vorsichtig den Stachelgang, so findet man ihn von der bekannten glashellen Masse erfüllt, in der die Enden der Eistiele festhaften. Man kann sogar alle Chitinteile des Stachels entfernen, ohne daß dadurch der Zusammenhalt der Eier untereinander gelöst wird. Die vordersten der 17 am Stachel hängenden Eier lassen im Innern schon völlig gegliederte Embryonen erkennen. Dagegen hat bei den letzten der Furchungsprozeß überhaupt noch nicht begonnen.

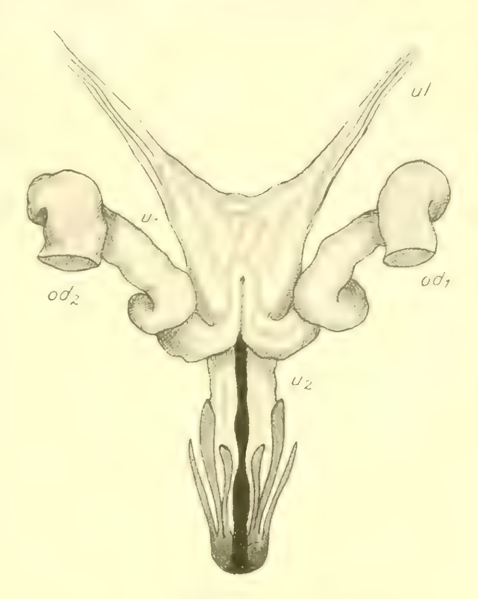


Fig. 28.

Ventrale Uterusansicht von *Polyblastus cothurnatus*. u_1, erster Abschnitt des Uterus mit den in ihn einmündenden Oviducten od_1 und od_2. u_2, der hintere rückläufige Abschnitt des Uterus mit der ventralen Spaltöffnung für den Austritt der Eier. Dieser Abschnitt ist versteift durch Chitinäste, die sich vom Legestachel nach hinten fortsetzen. Der Legestachel ist unter u_2 verborgen.

Taf. X, Fig. 15, 1—6 stellt die einzelnen Entwicklungsstadien der Eier von *Polyblastus* dar. Fig. 1 zeigt das vorletzte Ei einer gut ausgebildeten Eiröhre. Die Eischale ist überhaupt noch nicht angelegt, sondern wird vorläufig noch ersetzt durch die dicke, das junge Ei vollständig umschließende Wand der Eiröhre. Von einem Stiel ist noch nichts zu sehen, doch ist die Eizelle an dem vorderen, nach dem Uterus weisenden Ende zugespitzt. Fig. 2 ist das letzte Ei derselben Eiröhre. Das Vorhandensein einer Eischale läßt sich an dem lebhaften Glanz erkennen, den das Ei nach Entfernung der immer noch dicken Eiröhrenwand zeigt. An der Spitze hat sich schon ein ganz dünner Stiel angelegt. Dieser nimmt in Fig. 3 immer mehr an Dicke zu; die Eischale läßt sich nunmehr deutlich als eine wasserhelle, glänzende Hülle von ziemlicher Stärke unterscheiden. So weit geht die Entwicklung im Ovarium vor

sich. Im Ovidukt und Uterus scheinen sich die Eier überhaupt nicht aufzuhalten, wie bei *Tryphon* und *Paniscus* usw. Fig. 4 zeigt das jüngste der 17 am Stachel hängenden Eier. Der Stiel ist vollkommen ausgebildet, die Eischale bedeutend dünner geworden und hebt sich deutlich von dem Dotter ab. Furchungserscheinungen sind noch nicht zu beobachten. Die andern 16 Eier sind so über den Stachel hin verteilt, daß immer drei bis vier zusammen zu einer Gruppe vereinigt sind. Diese zeigen dann immer die gleiche Entwicklungsstufe. Fig. 5 und 5 *a* stellen zwei weitere Entwicklungsstadien vor. Sie enthalten Embryonen, an denen sich eine deutliche Gliederung in Kopf und Hinterleibsabschnitt erkennen läßt. Alles Dottermaterial ist bis auf einen kleinen dorsal liegenden Rest aufgezehrt. Die letzten Entwicklungsstadien zeigt Fig. 6: Die einzelnen Segmente der Embryonen sind jetzt scharf gegeneinander abgegrenzt, der Dottervorrat ist jedoch immer noch nicht völlig erschöpft. In Taf. X, Fig. 12 sind die Embryonen nicht mit eingezeichnet. Der das Stachelsecret ausscheidende Apparat wird von zwei Drüsenschläuchen gebildet, die durch einen gemeinsamen Stamm in eine winzige kugelrunde Blase münden. Ein kurzer Ausführgang bringt das Secret zum Stachel. Außerdem ist eine Schmierdrüse von gewöhnlicher Ausbildung vorhanden.

Leipzig, im April 1913.

Literaturangabe.

DUFOUR (1834), Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, Hyménoptères, Neuroptères.

BORDAS (1894), L'appareil vénimeux des Ichneumonides. Zool. Anzeiger. 1894. p. 385 ff.

BUGNION, Les oeufs pédiculés de Rhyssa persuasoria. Bulletin de la Soc. entom. de France. 1904. p. 80—83.

HENNEGUY (1904), Les Insectes (Morphologie, Reproduction, Embryogénie).

LEUCKART, Über die Mikropyle etc. (Eier von Pimpla, Paniscus, S. 237). MÜLL. Arch. 1855.

CHUN, Parthenogenese bei Ichneumoniden (Paniscus). SENCKENB. Naturforsch. Gesellsch. 1875—76. S. 136.

Erklärung der Tafeln.

Bezeichnung der Abkürzungen:

c, Chitinlamellen der Stechborsten;
ch, Chylusdarm;
ed, Enddarm;
eg, Endganglion;
gb, Giftblase;
gd, Giftdrüsen;
gg, Giftgang;
h, Herzschlauch;
k, Kropf;
m, Malpighische Gefäße;
n, Nervensystem;
nz, Nährzellen;
$od_{1, 2}$, Oviduct 1 und 2;
$or_{1, 2}$, Ovarium 1 und 2;
r, Receptaculum seminis;
rd, Rectaldrüsen;
sg, Secret der »Giftdrüsen«;
s, Schmierdrüse;
u, Uterus;
u_1, vorderer Teil des Uterus;
u_2, rückläufiger hinterer Teil des Uterus;
ul, Uterusligamente;
ud, Uterusdrüsen;

Tafel VIII.

Fig. 1. Anatomie von *Stenichneumon pistatorius* F.
Fig. 2. Anatomie von *Cryptus albatorius* F.
Fig. 3. Anatomie von *Ephialtes manifestator* Gr.
Fig. 4. Anatomie von *Coleocentrus excitator* Gr.
Fig. 5. Geschlechtsapparat von *Xorides nitens* Gr.

Tafel IX.

Fig. 6. Anatomie von *Collyria calcitrator* Gr.
Fig. 7. Anatomie von *Poemenia hectica* Holmg.
Fig. 8. Geschlechtsapparat von *Ophion luteus* L.
Fig. 9. Anatomie von *Theronia atalantae* Poda.
Fig. 10. Geschlechtsapparat von *Paniscus testaceus.*

Tafel X.

Fig. 11. Abdomen von *Polyblastus cothurnatus* Gr. mit am Stachel hängenden Eiern.
Fig. 12. Geschlechtsapparat von *Polyblastus cothurnatus* Gr.
Fig. 13. Seitliche Ansicht des Uterus von *Xenoschesis fulvipes*.
Fig. 14. Geschlechtsapparat von *Dispetes praerogator.*
Fig. 15. Embryonalentwicklung von *Polyblastus cothurnatus.*
Fig. 16. Anatomie von *Xenoschesis fulvipes* Gr.
Fig. 17. Geschlechtsapparat von *Trichomma fulvidens* Wesm.



Der Flugapparat der Lamellicornier.

Von

Dr. Friedrich Stellwaag.

Assistent am zoologischen Institut Erlangen.

Mit 15 Figuren im Text und Tafel XI—XIV.

Einleitung.

In der vorliegenden Studie habe ich mir die Aufgabe gestellt, den Flugapparat der Lamellicornier eingehend zu untersuchen. Um befriedigende Resultate zu gewinnen, war es zunächst notwendig, die morphologischen Eigenschaften klar zu stellen, soweit es die Hauptfrage notwendig machte. Auf Grund der Kenntnis der anatomischen Elemente des Skelettes und der Einzelheiten der Muskulatur versuchte ich mir ein umfassendes Urteil über die Wirkungsweise und Leistung des gesamten komplizierten Mechanismus zu verschaffen.

Die Lamellicornier habe ich deswegen zur Untersuchung gewählt, weil sie eine wohlabgeschlossene Gruppe bilden, deren Vertreter sich meist durch ansehnliche Größe auszeichnen und daher bequemen Einblick in Bau und Mechanik der beiden Thoraxsegmente gestatten. Die Wirkungen von Zug und Druck auf einzelne Körperteile kann man mit geringerer Mühe nachahmen als bei kleinen Formen. Auch minutiöse Verhältnisse, wie sie gerade die wichtigen Teile des Apparates, die Elemente der Flügelwurzel und die kleinen direkten Muskelzüge der Elytren und Hinterflügel bieten, lassen sich mit wünschenswerter Genauigkeit erkennen. Die relativ großen Elytrenflächen erzeugen beim Flug einen ziemlich bedeutenden Luftwiderstand und erleichtern es, über die schwierige Frage nach ihrer Bedeutung sich ein Urteil zu bilden.

Die Sektion der Lamellicornier umfaßt zwei biologische Gruppen. Die überwiegende Mehrzahl hebt vor dem Flug die Elytren hoch und schafft dadurch den Hinterflügeln genügend Bewegungsfreiheit. Im Tribus der Cetoniinen dagegen werden die Flügeldecken beim Flug nicht gehoben, vielmehr die Hinterflügel unter ihnen vorgezogen und

trotzdem ungehindert bewegt, da der Vorderrand der Elytren einen ovalen Ausschnitt besitzt. Dieses Charakteristikum steht mit einer Reihe andrer Eigenschaften in Beziehung, so daß in der Sektion zweierlei Konstruktionen ein und desselben Apparates vorliegen. Soviel ich durch vergleichende Stichproben in andern Käferfamilien feststellen konnte, unterscheiden sich die Käfer im allgemeinen Bau ihres Flugapparates nicht prinzipiell voneinander. Da ich die Lamellicornier für hoch spezialisierte Formen halte, so glaube ich, daß die Untersuchung des Flugmechanismus bei ihnen die klarsten Resultate ergibt. Doch darf man manche Einzelheiten nicht ohne weiteres auf die übrigen übertragen. Bezüglich der Muskulatur hat schon Bauer (5)[1] bei *Dytiscus* darauf hingewiesen. Ich habe es daher auch unterlassen, den Vergleich des Flugapparates der Käfer mit dem der verwandten Orthopteren in einem eigenen Kapitel durchzuführen, obwohl ich zur Kontrolle meiner Resultate Orthopteren und Käfer verschiedener Familien untersuchte.

Um eine möglichst klare Anschauung zu gewinnen, untersuchte ich zuerst in *Lucanus cervus* L. einen größeren Typus und lernte dabei manche scheinbare Nebensächlichkeit der Plastik, die früheren Autoren (bei *Melolontha* z. B.) entgangen war, als wichtig und bedeutungsvoll einschätzen.

Im Zeitraum eines Jahrhunderts hat sich die Wissenschaft mehrmals mit dem Flugapparat der Käfer beschäftigt. Chabrier (11) und Snodgras (36) analysierten das Skelett und beschrieben seine Einzelheiten. Amans (1, 2, 3) förderte die Kenntnis des Flugapparates durch vergleichend anatomische Untersuchungen an andern Insektenordnungen. Aber alle überragt Strauss-Dürckheim (37) als der einzige, der in einer grundlegenden Arbeit über den Maikäfer nicht nur die Details erschöpfend behandelt, sondern auch die Wirkungsweise des Apparates in seiner mechanischen Einheit erläutert und die Hebung und Senkung der Flügel als kombinierte Leistung von Muskelgruppen eingehend erklärt hat. Chabrier (11) und Amans (1, 2, 3) haben dieses Ziel, welches ihre Untersuchung anstrebte, nicht erreicht, da sie bei der beschreibenden Schilderung der anatomischen Details stehen blieben.

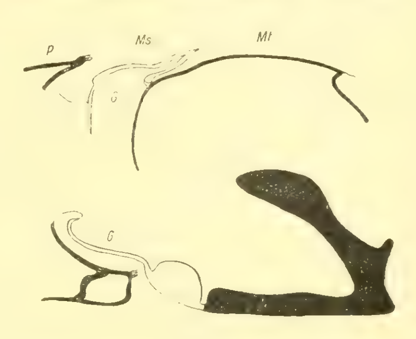
Beim Studium des Flugapparates darf man die Skeletteile nicht aus ihrem Zusammenhang lösen, weil es sich um einen Mechanismus handelt, bei dem die Bedeutung jedes Chitinstückes nur in seiner Beziehung zur Nachbarschaft erkannt werden kann. Jedes Sklerit ist

[1] Die Zahlen weisen auf das Literaturverzeichnis S. 425 hin.

ein Teil der beweglichen Maschine, ist das Element einer nur in ihrer Gesamtheit zu begreifenden Elementenkette. Daher muß die mehr topographisch-mechanische Betrachtungsweise an die Stelle der alten, beschreibenden Methode treten.

Allgemeines.

Durch zwei Gelenktaschen wird der Körper der Käfer in drei scharf voneinander geschiedene und an Größe zunehmende Abschnitte geteilt: die Kopfkapsel, den Prothorax und den durch die Elytren zusammengehaltenen Komplex von Meso-Metathorax und Abdomen, der von den alten Insektenanatomen als Stamm bezeichnet wurde (Taf. XI, Fig. 1 *K*, *P*, *Sm*). Die drei Partien können gegeneinander frei bewegt werden, weil sowohl die oralen wie die analen Intersegmentaltaschen des Prothorax concav gewölbt sind. Infolgedessen schieben sich Kopf und Mesothorax in den Prothorax hinein. Die größte Bewegungsfreiheit kommt der hinteren Gelenktasche zwischen den Brustsegmenten zu, welche stark chitinös versteift ist. Die dicke oberflächliche Chitinschicht des Prothorax (Textfig. 1 *P*) biegt sich am Hinterrand in die Gelenktasche um und läuft, sich verengend, eine Strecke weit einwärts. Trotzdem der Prothorax dorso-ventral gedrückt ist und Seitenlappen besitzt (Taf. XI, Fig. 1 *P*), erfolgt der Umschlag doch in der Weise, daß die Wand der konkaven Gelenktasche nahezu gleichweit von der durch den Prothorax gelegten Sagittalachse entfernt ist. Das ist eine notwendige Vorbedingung für die Beweglichkeit des dahinter liegenden Stammes. In etlicher Entfernung von der Wand des Prothorax geht der Chitinreif in die dünne Schicht der Intersegmentalmembran über (Textfig. 1) und setzt sich dadurch auf den Mesothorax fort.



Textfig. 1.

Längsschnitt durch den Thorax von *Lucanus cervus* L. Vergr. 3/1. Zeigt die Gelenktasche zwischen Prothorax *P* und Mesothorax *Ms*. Der Gelenkconus *G* des Stammes ist etwas aus der Gelenkpfanne des Prothorax herausgezogen.

Die orale Wand des Mesothorax bildet einen fast drehrund abgestutzten Kegel, der sich konisch nach vorn verengt (Taf. XI, Fig. 2 *G*) und genau in die Gelenkhöhle des Prothorax paßt. Im Sinne von Reuleaux (32) bilden die starren Elemente einen Kraftschluß, da in diesem Kugelgelenk die Pfanne den dazu gehörigen Kegel nicht völlig

umfaßt, so daß der Kegel Bewegungsfreiheit in sagittaler Richtung neben der Beweglichkeit in den beiden dazu senkrechten Achsen gewinnt.

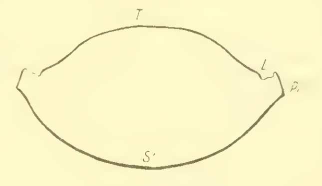
Während die den Prothorax zusammensetzenden Sklerite zu einer starren Kapsel verschweißt sind, lassen sich im Mesothorax die meisten Teile deutlich unterscheiden und auseinander nehmen, nur seine oralen, am Aufbau des thorakalen Gelenkkonus beteiligten Stücke stoßen so eng aneinander, daß ihre Kanten dem oberflächlichen Blick sich schwer bemerkbar machen. Aber dadurch wird die für die Wirkung des Gelenkes erforderliche glatte Fläche geschaffen. Hinter dem Konus springt der Mesothorax lateral vor. Die Konfiguration läßt sich am besten mit der Form eines in eine weithalsige Flasche eingeschliffenen Glasstöpsels vergleichen. Wie dieser sich über dem Flaschenhals verbreitert, so tritt auch im Mesothorax die hintere Partie über den Prothorax vor. Der ringförmig vorspringende Rand ist bei *Lucanus* wie überhaupt bei den Käfern ungleichmäßig breit. Während an der dorsalen und ventralen Kante die Ausladung wenig in die Augen fällt (Taf. XI, Fig. 2), ist sie lateral stark und prägt sich besonders in der sogenannten Schulterecke (Taf. XI, Fig. 1 *SchE*) aus, welche beinahe im rechten Winkel vom Gelenkkonus abbiegt und fast senkrecht zur Medianebene des Körpers steht. Sie sperrt daher übermäßige Lateralbewegungen des Prothorax. Von der Schulterecke aus läuft die Kante der Elytren senkrecht caudal.

Da die Elytren in der Ruhe die Ringe des Stammes zu einem einheitlichen Komplex zusammenschließen und mit ihm eng vereinigt sind, steht der dritte Hauptabschnitt des Käferleibes trotz der größeren Zahl von Segmenten dem ersten und zweiten an Festigkeit nicht viel nach, obwohl im Kopf und Prothorax die Sklerite im Laufe der Puppenzeit untrennbar miteinander verschmelzen, während die unter den Elytren geborgenen Ringgürtel erst sekundär auf mechanischem Wege eng zusammengehalten werden und bei gehobenen Elytren beschränkte Beweglichkeit besitzen. In der Ruhe können nur die letzten Abdominalsegmente sagittal ausgestreckt und eingezogen werden, um die Atemluft unter die Elytren an die abdominalen Stigmen in der schlaffen Lateralmembran zu schaffen.

Die abdominalen Körperringe geben das klarste Beispiel vom Bau und der davon abhängigen Bewegungsfähigkeit der für den Käfer charakteristischen Segmente. Ihr Sternum (Textfig. 2 *St*) ist stark chitinisiert, dehnt sich lateral weit aus und erhebt sich über die transversale Mittelebene des Körpers. Dann knicken sich die Ränder nach innen

ein (Textfig. 2 *Pl*), (es ist die Stelle, wo der Elytrenrand aufliegt) und gehen durch die Lateralmembran (*L*) in das viel schwächer chitinisierte Tergum über, welches sich wenig convex über das Sternum legt. Bei der Bewegung, die im Abdomen hauptsächlich für den Atemprozeß erfordert wird, senkt sich das Tergum in das Sternum ein oder es steigt dorsal empor.

Viel komplizierter sind die morphologischen und physiologischen Charaktere der flügeltragenden Brustsegmente (Meso- und Metathorax). In einem wesentlichen Punkte gleichen sie allerdings den Abdominalringen. Die ventralen und pleuralen Partien dehnen sich weit nach den Seiten aus, biegen U-förmig an der oberen Kante um und gehen durch die Lateralmembran in das Rückenstück über (Textfig. 6 und 7, S. 372). Die Bewegung der Ringteile erfolgt daher wie beim Abdomen, indem die dorsalen Teile ventral gesenkt werden können. Da Elytren und Hinterflügel zwischen die Rücken- und Seitenstücke eingeschoben sind, so schnellen beim Senken des Tergum die Flügel empor, denn das Tergum drückt auf ihre Wurzel, bei der Hebung dagegen werden die Vorder- und Hinterflügel abwärts gestellt.



Textfig. 2.
Schematischer Querschnitt durch einen Abdominalring von *Lucanus cervus* L. Vergr. 2/1. *Pl*, Pleuron; *St*, Sternum; *T*, Tergum; *L*, Lateralmembran.

Dieses Prinzip der Flügelbewegung scheint außerordentlich einfach. Es ließe sich am besten vergleichen mit der Bewegung eines Ruders auf dem Rand eines Bootes. Auch hier wird durch Druck auf das eine Ende des Hebelarmes das andre Ende gehoben oder umgekehrt durch Nachlassen des Druckes ein Senken hervorgerufen. Beim Käfer ist das Prinzip in einem komplizierten Mechanismus verwirklicht, dessen Teile nach ganz bestimmten Gesetzen ineinandergreifen. Neben dem Heben und Senken der Flügel ist der Thorax noch für eine Reihe andrer Aufgaben eingerichtet. Die Deckflügel sollen aus ihrer Verzahnung mit den darunter gelegenen Teilen glatt herausgelöst, geeignet hochgestellt, nach dem Fluge in ihre Ruhelage zurückgebracht und so eng mit Mesothorax und Abdomen verbunden werden, daß sie einen wirksamen Schutz gegen äußere Angriffe und schädliche Einflüsse bilden. Ferner soll der Hinterflügel, der bekanntlich mehrmals unter dem Deckflügel gefaltet wird, ausgebreitet und nach beendeter Flugarbeit wieder eingeschlagen werden. All diese Aufgaben müssen mit möglichst geringem Kraftaufwand, durch relativ einfache Mittel und

doch stets gleich exakt und sicher gelöst werden, wobei in Betracht zu ziehen ist, daß die dafür notwendigen Kräfte nur an der relativ kleinen Wurzel der Flügel und Elytren ansetzen können.

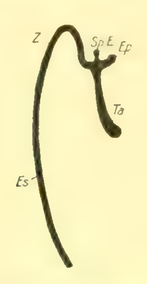
Um klaren Einblick in die Flugmechanik zu bekommen, ist zunächst die morphologische Konstruktion des Thorax eingehend zu berücksichtigen. Die Angaben in der Literatur reichen dazu nicht entfernt aus. Es ergab sich daher für mich die Notwendigkeit, den Käferthorax einer erneuten gründlichen Analyse zu unterziehen.

A. Mesothorax.

Pleurosternum.

(Tafel XI, Fig. 3 und 4).

Sternum (*St*), Episternum (*Es*) und Epimeron (*Em*) sind innig vereinigt und bilden einen starren Halbring, dessen Vorder- und Hinterrand bei *Lucanus* fast senkrecht auf der Transversalebene des Körpers steht. Da der vordere Teil des Pleurosternums zum mesothorakalen Gelenkkonus gehört, biegt sich sein hinterer Abschnitt auswärts. Die Knickungslinie verläuft etwa von der vorderen Grenze des Epimerons ziemlich gerade nach unten, so daß das Episternum einen Teil der Wand des Konus bildet (Taf. XI, Fig. 2 und 3). Die unter dem Epimeron gelegene Coxa des Mittelbeines (*C II*) kann sich frei bewegen, auch wenn der Mesothorax in den Prothorax so weit wie möglich hineingezogen wird.



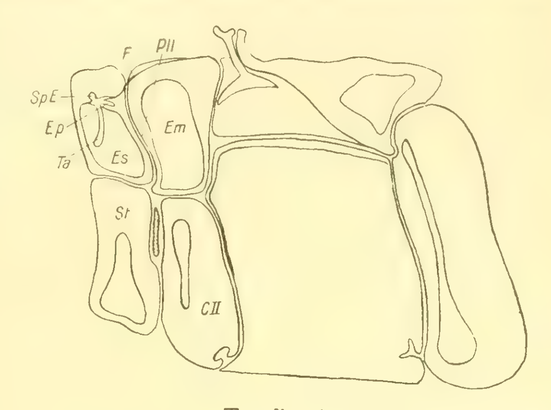
Textfig. 3.

Schematischer Querschnitt durch den oberen Teil des mesothoracalen Episternum von *Lucanus cervus* L. *Es*, Episternum; *Ep*, Elytrenpostament; *SpE*, Elytrensperrhöcker; *Ta*, Transversalapophyse; *Z*, Zunge des Episternum.

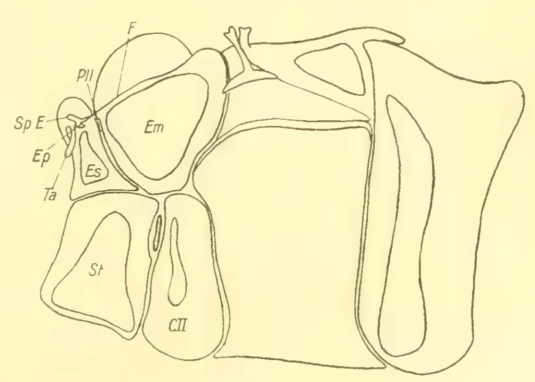
Episternum (*Es*) und Epimeron (*Em*) haben in ihrer mittleren Gegend gleiche Breite. Dagegen differieren ihre Höhenmaße bedeutend. Das Episternum verlängert sich dorsal als breite Zunge (Taf. XI, Fig. 3 *Z*). Da es sich bogenförmig nach innen wölbt, nähert sich die obere Kante des linken Episternum der des rechten beträchtlich, so daß für das Tergum des Mesothorax (Fig. 3 *T* und Fig. 1 *T*), das sich in den Zwischenraum schiebt, nur wenig Raum übrig bleibt. Der obere Rand des Epimerons steht tiefer und fällt in leichtem Schwung nach hinten und unten ab.

Die allgemeine Eigenschaft der Pleurosternite, ihren dorsalen Rand gegen die Lateralmembran median einzubiegen, kommt auch dem Episternum zu, dessen Rand sich T-förmig umklappt und als breites Gesimse in das Innere der Brust vorspringt (Textfig. 3 und

Taf. XI, Fig. 4). Seine innere Kante zieht sich zum Teil in einen Fortsatz nach oben aus, der von STRAUSS als apophyse alifère bezeichnet wurde, weil er ein festes Postament für die Elytrenwurzel abgibt (Textfig. 3 *Ep*). Lateral von ihm steht eine zweite, von dem aufgebogenen Rand des Episternum gebildete Apophyse. Sie steht mehr oder weniger quer und hält durch ihre Lage die in die Ruhe zurückgenommene Elytre fest. Ich nenne sie deshalb Elytrensperrhöcker (Taf. XI, Fig. 4 und 9 *SpE*, Textfig. 3 *SpE*). Nach innen und unten wendet sich vom Gesimse eine zweite, die Transversalapophyse (*Ta*), die bei *Lucanus* bedeutende Länge erhält und an ihrem unteren Ende breiter wird. Sie dient als Ursprungsstelle für den Levator und den ersten Adductor Elytrae (Taf. XIV, Fig. 54 *LE. AdE* 1).



Textfig. 4.
Rechter Meso- und Metathorax von *Melolontha vulgaris* L. von innen. Vergr. 8/1.



Textfig. 5.
Rechter Meso- und Metathorax von *Cetonia aurata* L. von innen. Vergr. 8/1. *CII*, Coxa II; *Em*, Epimeron; *Ep*, Elytrenpostament. *Es*, Episternum; *F*, Falz des Pleuron; *Pll*, Pleuralleiste; *Sp.E.*, Elytrensperrhöcker; *St.* Sternum; *Ta*, Transversalapophyse.

Das Epimeron ist als etwa dreieckiges nach innen concaves Skelettstück an das Episternum angegliedert. Die Berührungskanten biegen sich zu einem bandförmigen Chitinstreifen nach innen um und bilden die starke Pleuralleiste (Taf. XI, Fig. 4 *Pll*), die in geschweiftem Bogen nach unten zur Coxa 2 läuft. Während bei *Lucanus*, *Melolontha* und *Scarabaeus* die Fläche des Epimerons der Größe des Episternums nahezu gleichkommt, finden wir bei *Cetonia* insofern ein bedeutendes Mißverhältnis, als das Epimeron auf

Kosten des Episternum sehr stark verbreitert und tief ausgehöhlt ist. Die Größenverhältnisse werden durch die Textfiguren 4 und 5 klar veranschaulicht.

Der Falz (Taf. XI, Fig. 3 *F*) des Episternums setzt sich auf das Epimeron fort und nimmt dabei an Tiefe zu, bis er, plötzlich durch einen kleinen Vorsprung (Taf. XI, Fig. 3) abgelenkt, nach auswärts und unten eine Biegung macht und nun immer flacher werdend, sich verliert. An seine Stelle tritt die stumpfwinklige Abknickung des Oberrandes. Bei *Cetonia* ist der Falz sehr tief (Textfig. 5), da sich das Epimeron lateral darüberwölbt, wie die Zunge des Episternum über das Gesimse. Dadurch wird der im Falz liegende Elytrenrand eingeklemmt, so daß er nur künstlich herausgehoben werden kann. Die Biegungskante der übrigen Lamellicornier läuft tief geschweift nach hinten und unten. Bei geschlossenen, d. h. in den Falz greifenden Elytren scheint der Höhenunterschied zwischen Episternum und Epimeron noch viel bedeutender, da die Zunge des Episternum über die Elytrenwurzel sich erhebt, die Biegungskante des Epimerons aber schnell abfällt (Taf. XI, Fig. 2).

Bringt man die Elytren in die extreme Hochstellung, indem man sie vorsichtig schief nach außen und oben bewegt, so wird sofort die Beziehung der Elytrenbasis zu den Umschlagsrändern der Pleura klar, denn mit der Ausbildung des Elytrenpostamentes und des Falzes sind zwei Aufgaben mit einem Schlag gelöst. Da das Postament tiefer liegt als die Episternalzunge, so schiebt sich die Elytrenbasis für die Ruhelage in die Rinne zwischen Zunge und Apophyse wie in eine Hohlkehle und wird von der Zunge überdeckt und festgehalten. Es entsteht eine innige Verzahnung, gewissermaßen eine Tasche für die Elytrenwurzel, aus der sie nur in einer gewissen Richtung genommen werden kann. Ferner dient das Postament als festes Widerlager für alle Schlag- und Drehbewegungen der Elytrenwurzel, und die vorspringende Apophyse gewährleistet der Wurzel trotz der Anwesenheit der Episternalzunge genügende Bewegungsfreiheit.

Meso-Tergum.

(Tafel XI, Fig. 1, Fig. 3 und 4 *T*.)

Die bei andern Insekten festgestellten Teile: Präscutum, Scutum, Scutellum und Postscutum, lassen sich am Tergum der Käfer nicht gegeneinander abgrenzen. Sie sind vereinigt zum Schildchen, das sich zwischen und über die geschlossenen Elytren legt. Wenn die Elytren entfernt sind, so liegt es in seiner ganzen Ausdehnung frei; denn

es steht mit dem Mesopleuron nur vorn durch die schmale Lateralmembran in Verbindung und greift ein Stück weit über den Metathorax.

Der am meisten in die Augen springende Teil des Schildchens ist seine dorsale Fläche. Hinter dem Prothorax beginnt sie mit einer senkrecht nach unten gerichteten Platte, dem Präphragma (Taf. XI, Fig. 4 *Pr*). Seine lateralen Kanten sind stark chitinisiert und springen als zwei Hörner ein Stück weit über die Platte vor (Fig. 2 und 3 *VH*). Ich nenne sie die beiden Vorderhörner. Sie stoßen unter Vermittlung zweier oblonger beweglicher Chitinstücke auf den episternalen Vorderrand (Fig. 4). In der Gegend ihrer vorderen Enden besitzt das Schildchen seine größte Breite. Nach hinten verengt es sich in Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Die Fläche steigt caudalwärts etwas an und gehört zum Gelenkkonus, bis eine Winkelknickung sie von ihrem hinteren Ende absetzt, der etwas convex als zungenförmiger Teil in die Höhe schaut und frei über die geschlossenen Elytren ragt (Fig. 1 *T*).

Von den beiden Seitenrändern des Schildchens ragen fast senkrecht in das Innere des Thorax zwei Wände, die Schildchenkulissen (Fig. 3, 4 *Scc*), die sich an die Vorderhörner anschließen und nach hinten an Höhe zunehmen, um mit einer stark chitinisierten, von der hinteren Platte des Schildchens herabsteigenden Apophyse, dem Hinterhorn (Fig. 3, 4 *HH*), abzuschließen; jedes Hinterhorn stellt eine Art Rinne dar, deren Höhlung nach vorn schaut und den Wurzelpfeiler der Elytren (Fig. 8, 9 *Pf*) umschließt, wenn er bei geschlossenen Elytren umgelegt ist. Die Apophysen beider Seiten sind dorsal durch einen starren Halbring, einen Bestandteil der Schildchenspitze miteinander verschweißt. Ihre Enden ragen frei über die Kulissen nach abwärts und außen und sind eingekerbt. Sie stützen sich auf je ein verdicktes Feldchen des metathorakalen Präscutum (Taf. XI, Fig. 7, Textfig. 6 *x*). Wird das Schildchen gehoben oder gesenkt, so gleicht es einem Stuhl, den man auf zwei Beinen hin und her schaukelt. Es ist notwendig, diese Tatsache im Auge zu behalten, um ihre Bedeutung für die Mechanik der Elytrenwurzel zu verstehen.

Präphragma, Vorderhörner, Seitenkulissen, Hinterhörner und dorsale Schildchenwand überdecken zusammen einen nach hinten offenen Raum, der von den orocaudal ziehenden Retraktoren des Schildchens ausgefüllt ist (Fig. 52 und 53, Taf. XIV *Re*). Seine hintere Öffnung wird sekundär durch das Präphragma des Metathorax geschlossen.

Jede Seitenwand des Schildchens wird durch zwei Dellen, die durch einen mittleren Höcker getrennt sind, in zwei hinter- und ein wenig übereinander liegende Nischen unvollständig geteilt (Fig. 3 und 4).

Die Gruben sind am tiefsten unterhalb der Kante, wo Seitenwand und dorsaler Bezirk des Schildchens zusammenstoßen. Sie dienen dazu, bei zurückgelegten Elytren einen Teil der die Elytrenwurzel bildenden Plättchen aufzunehmen. Die Plättchen drücken sich eng an die Wand, und die Basis der Elytren ist in der Ruhe innig den benachbarten Skleriten angeschmiegt.

B. Metathorax.

Gemäß seiner flugphysiologischen Aufgabe ist der Metathorax der größte und kräftigste aller Körperringe. Er übertrifft bei *Lucanus* den Mesothorax um das Doppelte, bei *Melolontha* fast um das Dreifache an Größe und Inhalt. Während die lateralen Partien des Mesothorax sich dorsal stark nähern und in Correlation damit das Schildchen nur geringe Breite erreicht, streben die Pleura des Metathorax auseinander und werden von einer ungefähr quadratischen, ebensosehr orocaudal wie quer ausgedehnten Platte bedeckt. Somit entspricht dem Sternum ein gleichgroßes Tergum als zwei gegenüberliegende Wände für die dazwischen gespannten Muskeln.

Pleurosternum.

(Tafel XI, Fig. 5, 6 *St*).

Das Sternum bildet das Widerlager für alle Bewegungen des Tergum und die Ursprungsstelle starker Muskelzüge, welche die Lageverschiebungen des Tergum hervorrufen. Infolgedessen muß es starr und kräftig sein, was zunächst durch starke Chitinisierung erreicht ist. Damit sich seine Komponenten nicht gegeneinander verschieben können, sind sie miteinander verschmolzen. Daß dies physiologisch bedingt ist, erkennt man ohne weiteres bei der Untersuchung nichtfliegender Käfer, z. B. *Meloe* und *Blaps*, wo die Verbindung der einzelnen Teile durch weichhäutige Membranen hergestellt wird. Obwohl das Sternum aus zwei getrennten lateralen Hälften entsteht, stoßen diese im ausgefärbten Zustand zu einer einheitlichen kahnförmigen Bildung zusammen. Ihre Kontaktstelle wird im Innern als steiler orocaudal ziehender Kamm sichtbar, der die Festigkeit erhöht und zugleich den ersten Lateralmuskeln als Ansatzstelle dient (Taf. XIV, Fig. 56 *Lm I*). An seiner oberen Kante teilt er sich in drei Hörner, von denen eines nach vorn steht, die beiden andern gabelig aber zu den Pleura geneigt sind (Taf. XI, Fig. 6).

Die Festigkeit des Sternums wird durch seine Verbindung mit den benachbarten Segmenten gesteigert. Mit dem Mesosternum ist es zu

einem Stück verschmolzen, das nicht einmal eine Trennungsnaht wahrnehmen läßt. Die durch das Coxalgelenk II bedingte Einbuchtung der Körperwand springt ins Innere schalenförmig vor, so daß sich das Gelenk in einer tiefen Mulde bewegt (Fig. 4). Die beiden Schalen verschmelzen an der Medianebene miteinander zu einem außerordentlich kräftigen Gewölbe des Sternalpanzers, welches sich lateral in zwei Apophysen, Entosternum des Mesothorax auszieht. Sie bilden bei *Lucanus* je einen starken Ast, der gegen den oberen umgebogenen Rand des Epimerons gerichtet ist (Fig. 4 *En*).

Weniger stark ist die Chitinisierung des Sternums an der abdominalen Grenze gegen die Coxa III (Fig. 5, 6 *CIII*). Hier schlägt sich die Wand als schmaler Saum in das Innere um und bietet dadurch für die Coxa eine schmale Gleitfläche.

Der Hinterrand des Sternums geht durch eine schmale Intersegmentalmembran in das Sternum des ersten Abdominalringes über. Die Verbindung ist locker, jedoch nicht so, daß das Abdomen freier Beweglichkeit fähig wird.

Der oberen Kante des Sternums sitzt das Episternum in seiner ganzen Länge auf (Fig. 5 und 6 *Es*). Oral ziemlich hoch, verschmälert es sich nach hinten und spitzt sich bis zur Berührung der Coxa III zu. Es steht an Festigkeit dem Sternum nicht nach, aber seine Verbindung mit ihm kommt durch ihre Elastizität einer Art Gelenk gleich. Die Grenzkanten der Stücke springen als Episternalkamm (*EsK*) einwärts, sind aber nur an ihrem inneren Rand miteinander verschmolzen, während sich ihre übrige Fläche nur berührt. Dadurch erhält das Episternum eine gewisse Beweglichkeit in dorsoventraler Richtung, wie sie für die Flügelschläge erforderlich ist; zugleich befördert sie das Eingleiten der Elytren in den lateralen Falz.

Während im Mesothorax der Falz vom Episternum auf das Epimeron rückt, da das eine hinter dem andern liegt, verläuft er im Metathorax nur am Episternum, denn hier liegen die Sklerite übereinander. Infolgedessen knickt sich der obere Teil des Episternums ein wenig vom unteren ab, und der Elytrenrand stößt an die Knickungskante. Damit er nicht ausgleiten kann, springt an der vorderen Gegend eine Schuppe vor (Taf. XI, Fig. 5, Fig. 2 *Sch*). In die Kerbe zwischen Schuppe und Episternum schiebt sich der Deckflügel beim Zurücklegen und wird dadurch festgehalten (Fig. 2).

Wesentlich andre Form- und Festigkeitsverhältnisse zeigt das über dem Episternum gelegene Epimeron (Fig. 5 *Em*). Wie die Sternalsegmente des Abdomens besitzt es eine mehr oder weniger vertikale Fläche,

die sich nach innen horizontal abbiegt. Der Flügel erhebt sich über dem abgebogenen Feld des Epimerons. Die Verbindung des Episternum mit der Epimeralkante (Fig. 6) ist im Sinne AMANS eine adhérence, da die Ränder verschmolzen sind. Ein Druck auf das Epimeron muß sich also auf das Episternum fortpflanzen und kann erst an der Grenze zum Sternum eine Bewegung hervorrufen. Um so lockerer sind die oralen und aboralen Kanten des Epimerons den Nachbarstücken angeschlossen. Eine weiche Intersegmentalmembran stellt der Bewegung des Epimerons und Episternums nicht das geringste Hindernis entgegen.

Da das Epimeron die Unterlage für die Flügelwurzel bildet, so muß es entsprechende Widerstandskraft gegen den Druck des Tergums besitzen. Anderseits aber soll es doch genügend Nachgiebigkeit für die mannigfachen Flügelbewegungen beim schnellen Heben und Senken bieten. Letzteren Zweck erfüllt die membranöse Ausbildung seines Mittelfeldes, welches an dem von außen sichtbaren vertikalen Feld deutlich gegen die stark chitinisierten vorderen und hinteren Abschnitte abgegrenzt und am Insekt durch helle Färbung ausgezeichnet ist. Der umgebogene horizontale Rand weist einen noch viel geringeren Grad von Chitinisierung auf; er ist an der Anheftungsstelle zur Flügelwurzel direkt schlaff. Immerhin erhalten beide Flächen an ihrer Biegungskante eine horizontal verlaufende Versteifung vom chitinisierten Vorderbezirk bis zum ebenfalls kräftigen Hinterabschnitt.

Eine solch schlaffe Unterlage scheint unvorteilhaft für die rapiden Schläge des Hinterflügels. Allein das Centrum der Angriffskraft ist auf die orale Partie des Epimeron lokalisiert. Dieses verlängert sich oral in einen kräftigen, säulenartigen Fortsatz, den ich im Anschluß an VOSS (39) Pleuralgelenkkopf nenne (Taf. XI, Fig. 5, Fig. 10 *Plk*). Da das Epimeron des Mesothorax sich lateral ausbuchtet, schiebt sich der Fortsatz in die Höhlung und ragt noch ein Stück weit darüber hinaus. Er greift an der Flügelwurzel unter das Sigmoid (Taf. XI, Fig. 7 *Si*). Durch seine Richtung schief nach vorn wird die Wurzel des Flügels in enge Nachbarschaft mit der Wurzel des Deckflügels gebracht. Seine Höhe ermöglicht es, daß die ihm aufsitzende Flügelwurzel sich nach unten umklappen kann, worauf später noch hingewiesen werden wird (S. 408). Seine Standfestigkeit erhält der Fortsatz dadurch, daß er sich als Kamm auf der Innenseite des Epimerons bis nach hinten zur Coxa III fortsetzt (Epimeralkamm, Fig. 6 *EpK*). Seinem freiragenden stets unbeweglichen Ende läuft ein zweiter Stab parallel, der sich an seinem unteren Ende innerhalb des Epimerons becherartig erweitert

und als Sehne des Musculus extensor alae ant. aufzufassen ist. Da er bei zurückgelegtem Flügel ein Gesperre an der Flügelwurzel schließt, bezeichne ich ihn als Sperrsäule (Taf. XI, Fig. 5, 10, 11 *Sp*). Sie verbreitert sich unten zum Napf und endet oben mit dem knorrigen Sperrhöcker (Fig. 5 und 10 *Sph*), der sich vorn in eine kleine Chitinspange auszieht. Die Säule gelenkt mit dem Pleuralgelenkkopf durch ein schmales Chitinband, das etwas spiralig an ihm hinaufläuft; dem Zug des Muskels folgend, kann sie um den Pleuragelenkkopf ein wenig spiralig nach innen und etwas nach unten gedreht werden. Die Art der Verbindung des Tergum mit dem Pleuron ist für den Verlauf der Flügelbewegungen von großer Bedeutung. Wird der Flügel aus seiner Ruhelage vorgezogen, so daß seine Wurzel über den Pleuralgelenkkopf gleitet, so werden alle Bewegungen des Tergum nur auf die Vorderrandadern übertragen. Der hintere Saum, der nicht eigens bewegt wird, muß dem Zuge folgen. Es ist verständlich, daß die benachbarte Partie des Epimerons schlaff und membranös sein muß, um ihm genügend Bewegungsfreiheit zu sichern.

Tergum.

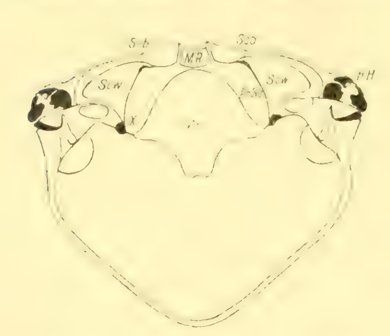
(Tafel XI, Fig. 5 und 7.)

Es scheint wohl überflüssig, auf die tergalen Partien des Mesothorax näher einzugehen, nachdem sie von den früheren Autoren so detailreiche Schilderung erfahren haben. Und doch kommt man zu einem richtigen Verständnis des Tergum und seiner Teile erst dann, wenn man es vom Gesichtspunkte seiner flugphysiologischen Aufgabe, und seiner korrelativen Beziehungen zu den benachbarten Teilen betrachtet. Gerade die Erkenntnis der letzteren gibt über die eigenartige Plastik überraschenden Aufschluß.

Im wesentlichen stellt sich das Tergum als eine wenig convexe Platte dar, die nach vorn zum Präphragma abfällt (Taf. XI, Fig. 5 und 7 *Pr*, Textfig. 6 *Pr*). Die mittlere Partie, das Präscutum (Fig. 5 *PrSc*), springt wie ein Erker über die umgebogene orale Wand des Scutum (*Sc*) vor. Sie schiebt sich, wie oben erwähnt, in die hintere Öffnung des Mesotergum ein und hängt in ihrer Form zum größten Teil von dem sie umschließenden Schildchen ab. Das Präphragma bildet die Hinterwand des Raumes im Schildchen. Die Anheftungsstelle der meso-metathoracalen Intersegmentalmembran ist als chitinöser Halbring auf dem Präphragma erkenntlich. Sie ist breit und gestattet dem Schildchen freie Bewegung. Die hinteren Apophysen des Schildchens stehen lateral am Präscutum, so daß das Schildchen auf

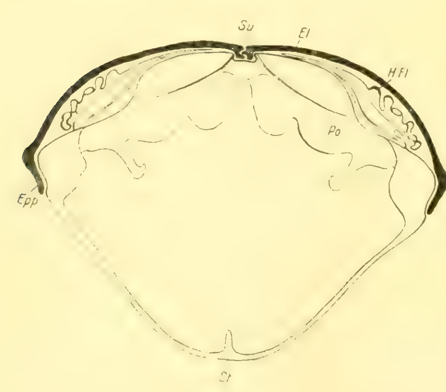
dem Präscutum zu reiten scheint. Sie stemmen sich auf eine Chitinverdickung (Taf. XI. Fig. 7 *x*, Textfig. 6 *x*) im Winkel zwischen Präscutum und der geneigten Wand des Scutums und geben den festen Stützpunkt für die Wippbewegungen des Schildchens ab.

Es ist erstaunlich, wie deutlich sich dem Tergum die Reliefeigentümlichkeiten der darüber gelegenen Teile des Thorax aufprägen. In das Feld hinter dem Präphragma, gewissermaßen also auf die Decke des Erkers, der durch die zwei Wülste des Scutums (*Scw*) nach hinten begrenzt wird, paßt genau die hintere Zunge des Schildchens hinein, und die auf dem Scutum in der Medianebene verlaufende Rinne (*Mh*) ist nichts andres als der Eindruck der medianen erhöhten Ränder der Elytren (Textfig. 7 *Su*). Diese Ränder greifen als ein Gesperre ineinander. Die dadurch zu einem Stück vereinigte Platte der beiden Elytren besitzt in der Medianlinie einen erhöhten Kamm, der zur innigen Verzahnung der Elytren mit dem Tergum dient, indem er sich in die Rinne des Tergum legt. Da die beiden Seiten der Rinne chitinisiert und ein wenig erhöht sind, so schnappen die Elytren gewissermaßen in die Rinne ein (Textfig. 7).



Textfig. 6.

Vorderansicht des Metathorax von *Lucanus cervus* L. Vergr. 3/1. *MR*, mediane Rinne des Tergum; *Pr*, Präphragma; *Pr Sc*, Präscutum; *Scb*, Scutalbogen; *Scw*, Scutalwulst; *x*, Chitinfeld im Präscutum.



Textfig. 7.

Hinterer Abschnitt des Metathorax von *Lucanus cervus* L. von innen gesehen. Vergr. 3/1. *El*, Elytren; *Epp*, Epipleuron; *HFl*, Hinterflügel; *Po*, Postphragma; *Su*, Sutura.

Die Ränder der Medianrinne divergieren oral und chitinisieren sich stärker zu den Scutalbögen (Taf. XI, Fig. 7 und Textfig. 6 *Scb*). Sie bilden ebenfalls ein Gesperre und zwar für den medio-oralen Unterrand der Elytren. Wie fest die Elytren von ihnen gehalten werden, erkennt man, wenn man sie zwischen ihnen und dem Schildchen heraus-

zunehmen versucht. Es gelingt nur, wenn das Schildchen gehoben und dadurch der Raum zwischen Schildchen und Scutalbogen vergrößert wird.

Von den Scutalbögen werden oral die Scutalwülste (Taf. XI, Fig. 6 und 7 *Scw*) begrenzt. Sie wölben sich convex nach oben, oral aber verlängern sie sich senkrecht nach abwärts bis zu den Stellen (Textfig. 6 x), wo die hinteren Hörner des Schildchens sich aufstützen. Sie bilden die vertikalen Wände, über die der Erker des Präscutum vorspringt.

An den Seitenrand des Scutalwulstes jeder Seite schließt sich ein dreieckiges in ein tieferes Niveau gerücktes Feld des Scutum. Es dient zur Aufnahme des unter die Elytren gefalteten Hinterflügels, dessen mediane Grenze genau an die Wölbung des Wulstes stößt. Wegen dieser Beziehungen nenne ich es Flügelgesimse (Taf. XI, Fig. 5, 7 *FG*).

Mit einem Blick übersieht man die erörterten Beziehungen, wenn man auf die Dorsalansicht des Tergums den Umriß des Schildchens und des Vorder- und Hinterflügels einzeichnet, und ist überrascht, wie genau die Teile gleich einer Patrize und Matrize zusammenstimmen. Die gleichen Verhältnisse zeigt Textfig. 7 im Querschnitt.

In flugmechanischer Hinsicht erfüllt das Tergum den Hauptzweck, durch Druck auf die Wurzel des Hinterflügels den Flügel zu heben und durch Nachlassen desselben das Herunterschlagen des Flügels zu bewerkstelligen. Infolgedessen zeigen die lateralen, mit der Wurzel in Verbindung stehenden Ränder gewisse Differenzierungen. Am hinteren Teil der Wurzel springt die Kante des Gesimses mit einem ausgekerbten und schnabelartig nach vorn gekrümmten Plättchen vor. Beim Zurücknehmen des Flügels verharrt es in seiner Lage und nimmt dann die umgeklappten Wurzelsklerite auf. Von der Lage der Sklerite zum Schnabel wird im Kapitel über den Hinterflügel gehandelt werden. Da das Plättchen ziemlich breit ist und horizontal liegt, da ferner die Flügelwurzel durch eine schlaffe Membran mit dem Epimeron sich vereinigt, so können Hebungen und Senkungen nur geringen Einfluß auf die Bewegung der Wurzel ausüben, wie sich durch das Experiment ohne weiteres nachweisen läßt. Um so größer wird die Wirkung am vorderen Wurzelende. Hier drückt die versteifte, ein wenig horizontal gebogene Kante des Scutums, so daß die Wurzel zwischen ihr und dem Pleuralgelenkkopf eingekeilt festsitzt. Eine geringe Verschiebung des Scutum hat einen bedeutenden entgegengesetzten Ausschlag des Flügels zur Folge.

Auf das Scutum folgt nach hinten das Scutellum (Taf. XI, Fig. 5 und 7 *Sct*) als schmaler Halbring, der hinter die Flügelwurzel herabreicht. Lateral gewinnt es immer mehr an Höhe und bildet schließlich einen erhöhten Kamm, dessen obere Kante allmählich in den Hinterrand des Flügels übergeht. Weil sich das Scutellum an den Seiten durch eine weiche Membran mit dem Scutum und dem ersten Abdominaltergum verbindet, so kann der Kamm orocaudal bewegt werden. Wird der Flügel extrem nach vorn gezogen, so stellt sich der Kamm auf und verhindert, daß der Flügel bei starker Inanspruchnahme Schaden leidet.

Wie die orale Seite des Scutums durch das Präphragma abgeschlossen wird, so ragt von der aboralen Seite das Postphragma (Taf. XI, Fig. 6 *Po*, Textfig. 7 *Po*) in das Innere der Brust und steht als unvollständige Scheidewand zwischen Metathorax und Abdomen. Median ist es wegen der Anwesenheit des Herzens, zweier Tracheenstämme und des Darmes eingekerbt. Lateral gibt es seine Verbindung mit dem Tergum auf, häugt frei herab und endet mit zwei Apophysen, deren eine median gerichtet ist und wie das Postphragma die Insertionsstelle kräftiger Muskelpakete bildet.

Elytren und Hinterflügel.

Elytren und Hinterflügel entstehen als dünnwandige Auswüchse des Körpers, die mit fortschreitender Größenzunahme platt gedrückt werden, so daß gegen Ende der Puppenzeit die oberen und unteren Ektodermflächen samt der Chitindecke nahe zusammenliegen. Während der Entwicklung weichen Deckflügel und Elytren in einigen Punkten voneinander ab. Schon in der Form und in den Maßen beginnen sich Gegensätze bemerkbar zu machen; die einschneidenden Verschiedenheiten zeigt namentlich die histologische Untersuchung. Am Hinterflügel wird ein eigenes Netzwerk von Versteifungen mit halbkreisförmigem Querschnitt sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite ausgebildet. Dadurch, daß die beiden Lamellen des Flügels sich fest aufeinander legen, kommen Röhren mit kräftigen Wänden zustande, die zur Hälfte der Oberseite, zur Hälfte der Unterseite des Flügels angehören. Sie bergen gewöhnlich Tracheen, Nerven und Blutflüssigkeit. Dem Deckflügel fehlt die Aderung. Die beiden Chitinflächen der Flügelduplikatur nähern sich zum großen Teil nicht bis zur Berührung und infolgedessen verlaufen die Tracheen nicht in äußerlich sichtbaren Röhren, sondern in dem Zwischenraume der allseitig gleichmäßig chitinisierten Lagen.

Trotz dieser merklichen Differenzen gleichen sich Elytren und Hinterflügel in der Art der Ausbildung der Wurzel, wo harte Chitinplatten mit weichen Chitinmembranen abwechseln, aber die Oberseite hat eigene, von denen der Unterseite verschiedene Versteifungen. Die Sklerite der einander berührenden Lagen decken sich also keineswegs. Diese Tatsache verdient besondere Beachtung; denn die Wurzel wird an der Oberseite vom Tergum und an der Unterseite vom Pleuron mechanisch in Anspruch genommen. Die jeweilige spezielle Ausbildung der dorsalen bzw. ventralen Plättchen ist daher in ihrer physiologischen Aufgabe begründet.

Stellen wir uns den Flügel wie ein einfaches Luftruder vor, das als Hebel zwischen Pleuron und Tergum eingeschoben ist, so muß die Wurzel die größte Festigkeit haben, weil hier die Angriffspunkte der Kräfte liegen. Die Flügelschläge müssen sehr rasch und gleichmäßig vor sich gehen, um den Käfer in die Luft zu erheben, und die Schlagweite und Stellung der Flügel zum Körper muß exakt und sicher reguliert werden. Um so mehr befremdet es, daß die Wurzel in mehrere schlaff miteinander verbundene Plättchen aufgelöst ist. Die folgenden Kapitel werden zeigen, daß eben dadurch die mannigfaltigen Bewegungen der Wurzel in wunderbarer Gesetzmäßigkeit vor sich gehen, weil die Wurzel gerade durch die Zerlegung in mehrere Teile ihren Aufgaben in vollkommenster Weise gerecht wird.

Die Flügelwurzel ist dasjenige Stück des Flügels, welches die freie Flügelplatte mit der Brust verbindet. Sie ist ein flachgedrücktes Stück des Körpers, welches den Übergang vom runden Segment in den abgeplatteten Flügel vermittelt. Der hohe Grad ihrer Beweglichkeit ist durch eine grabenartige Einsenkung der Thoraxfläche um die Flügelwurzel gewährleistet. Man kann sie mit Recht den Gelenktaschen andrer beweglicher Teile des Insektenleibes (Abdominalringe, Beine, Fühler, Mundteile) vergleichen. Während aber dort die Verhältnisse einfach sind, indem gleichmäßig stark chitinisierte Streifen mit dünnen Gelenkmembranen alternieren, ist die Chitinisierung der Gelenkregionen der Flügel oder der Achsel ungleichmäßig. Infolgedessen stehen biegsame Bezirke und kräftigere Zonen (Sklerite) nebeneinander. Sie gewähren eine größere Freiheit und Mannigfaltigkeit der Bewegungen als an den sonst vorkommenden Scharniergelenken.

Man darf aber die Flügelwurzel nicht als Gelenk schlechthin, als starren Punkt, auf den das Tergum drückt, auffassen. Sie ist vielmehr eine Summe von Gelenken, oder eine Maschine. Es genügt daher keineswegs, zum Verständnis ihrer Bewegungen sie lediglich als Hebel zu betrachten,

oder die Beziehung von je zwei benachbarten und gelenkig verbundenen Plättchen zu untersuchen, die bestimmte Bewegungen gegeneinander ausführen. Im Anschluß an STRAUSS-DÜRCKHEIM hat AMANS in einer Tabelle die Gelenkverbindungen zusammengestellt, die bei den Insekten vorkommen, und die in Betracht kommenden Bewegungsarten geprüft. Er nahm dabei nur auf die Wechselbeziehungen von je zwei benachbarten Elementen Rücksicht und präzisierte 14 Arten solcher Verbindungen, die sich durch wechselnde Form und gesteigerte oder verminderte Bewegungsfreiheit der Komponenten unterscheiden. Diesen und jenen Gelenktypus finden wir in den Beziehungen der Plättchen an der Wurzel wieder. Aber wie wir die Konstruktion und die Wirkungsweise einer Maschine erst dann richtig erkennen, wenn Form und Lage der Teile im Hinblick zum Ganzen studiert werden, so dürfen wir uns in der Flügelwurzel nicht auf das Verhältnis von beliebig herausgegriffenen Elementenpaaren beschränken, sondern müssen die ganze Kette der Elemente im Auge behalten.

Die morphologische Analyse macht es notwendig, die Flügel an ihrer Insertionsstelle vorsichtig loszulösen und die Wurzel in die Ebene auszubreiten. Wollen wir uns aber über die mechanische Bedeutung des Gelenkkomplexes klar werden, so müssen wir sie auf Grund der bei der Isolierung gewonnenen Kenntnisse in ihrer natürlichen Lage und ihrem funktionellen Zusammenhang mit den Nachbarteilen studieren.

A. Elytren und ihre Insertion.

Der für die Vorderflügel geprägte Name Elytre (*ἔλυτρον* = Hülle) ist außerordentlich treffend; denn beide Flügel decken tatsächlich Abdomen und Metathorax in vollendeter Weise. Daher sind die abdominalen Segmente dorsal schwach chitinisiert. Daß der ebenfalls geschützte Metathorax trotzdem eine steife Platte darstellt, hängt mit seiner Leistung beim Flugakt zusammen.

Der Deckflügel von *Lucanus* hat den Umriß eines sphärischen Dreiecks mit einer lateral convexen und einer median geraden Seite. Beide Elytren stoßen median mit geraden Rändern zusammen (Taf. XI, Fig. 1 *Su*) und bedecken als einheitlicher Panzer Metathorax und Abdomen. Ihre von vorn bis zur hinteren Spitze umgebogene, als Epipleuron bezeichnete (Textfig. 7 *Epp*) Seitenzone umfaßt die Pleura. Der eigentliche Rand steht in der Ruhe auf der Knickungskante der pleuralen Bezirke des Meso-Metathorax auf, von der wiederholt die Rede war. Die Epipleura haben an der Schulterecke (Taf. XI, Fig. 1

Sch.E) ihre größte Breite und nehmen kontinuierlich bis zur Hinterleibsspitze ab. Auf ihrer Außenfläche sieht man eine schwache Hohlkehle, der an der Innenfläche eine Vorwölbung entspricht (Textfig. 7 *Epp*, S. 372). Die Außenränder fassen die bedeckten Partien des Körpers zwischen sich und klemmen sie durch einen elastischen Verschluß ein, so daß sie wie der Sprungdeckel einer Uhr einschnappen.

Längs der Innenkante der Elytren, der Sutura, läuft eine schmale Nutrinne, die am einen Flügel etwas ventral, am andern dorsal verschoben ist (Textfig. 7 *Su*) Die Rinne des einen Flügels vereinigt sich mit der des andern zu einem Gesperre Nach dem Bilde von Reuleaux (32) greifen die Ränder wie zwei Fensterflügel rheinischer Art ineinander. Das Gesperre funktioniert so gut, daß man den einen Deckflügel eines abgelösten Flügelpaares hochheben kann, ohne die Verbindung mit dem andern zu lösen.

In der Nähe des Schildchens hört der Falz auf, denn die Innenränder der Elytren divergieren voneinander. Sie besitzen aber eine kleine schräge Facette, die unter das Schildchen greift und mit ihm ebenfalls ein Gesperre bildet (Taf. XI, Fig. 8 *Fa*).

Bei *Cetonia* besitzt das Schildchen an seiner lateralen Kante einen Falz, in den die bis zur Wurzel reichende Sutura eingreift.

Am abgestutzten Vorderende biegt sich die Oberfläche der Elytren ab, um sich in die Wurzel zuzuspitzen (Taf. XI, Fig. 8). Ihre mannigfachen Beziehungen zu den benachbarten Teilen sind überraschend und bedürfen einer eingehenden Untersuchung. Vorher jedoch müssen die anatomischen Verhältnisse der Wurzel klargestellt sein.

Der erste, der die Elytrenwurzel genauer beschrieben hat, ist Strauss-Dürckheim (37). Er hat nicht nur die hauptsächlichsten Sklerite festgestellt, sondern auch durch gute Abbildungen eine bequeme Grundlage geschaffen, auf der die späteren Autoren aufbauen konnten. Strauss-Dürckheim hat es sich große Mühe kosten lassen, am Maikäfer die minutiösen Verhältnisse zu studieren, und sagt einmal selbst (S. 96): »Les trois épaulières (drei Achselplättchen) proprement dites sont tellement pelotonnées les unes sur les autres, qu'il est fort difficile de décrire leurs rapports, qui ne peuvent guère être conçus, qu'en les étudiant sur l'animal lui-même.«

Und weiterhin (S. 99):

»La forme de ces divers replis des tégumens étant fort difficile à concevoir, je n'ai essayé de les décrire ici que pour guider ceux qui voudraient les étudier sur l'animal, et non pour en donner une idée par la description elle-même.«

Seiner Analyse haben die später folgenden Arbeiten für die Mechanik wenig Neues hinzugefügt. Amans (1, 2, 3) benützte sie zu vergleichend morphologischen Theorien und Snodgras (36) gab überhaupt nur ganz allgemein gehaltene Schemata mit ebenso allgemeinen Bemerkungen.

Da die Elytrenwurzel nicht nur an und für sich durch die geringe Größe ihrer Elemente und deren enge Nachbarschaft, sondern besonders durch ihre Lage zwischen und unter den angrenzenden Teilen des Tergum und Pleuron der Untersuchung große Schwierigkeiten entgegensetzt, so wird das Verständnis wesentlich durch folgende Erwägung erleichtert.

In einem frühen Puppenstadium, wo die Chitinisierung der Sklerite noch nicht weit fortgeschritten ist, kann man keine deutlichen Segmentgrenzen unterscheiden, und die spätere Plastik ist als unscheinbare Anlage vorhanden. Die Elytren hängen wie flache Platten am Thorax. Die obere Wand der Doppellamelle setzt sich ohne scharfe Unterbrechung auf die Oberfläche des Tergum fort, ebenso geht die untere Lamelle ohne Grenze auf das Pleuron über. Weder Tergum noch Pleuron engen die Wurzel ein. Die Stellung der Elytren zum Körper entspricht ungefähr der späteren Flugstellung; denn sie stoßen in der Medianebene nicht zusammen und stehen quer vom Thorax ab, allerdings so, daß ihre Spitze sich um das Mesopleurosternum herumlegt.

Nun stelle man sich theoretisch vor, daß die Lage der Elytren samt ihrer Wurzel unverändert bleibt und die zunehmende Chitinisierung der Nachbarschaft die ebenfalls chitinisierende Elytrenwurzel nicht beeinträchtigt, so lagern sich die Wurzelsklerite nicht zu eng aneinander, die Wurzel wird nicht gefaltet, und die Hauptschwierigkeiten der Erkenntnis sind damit beseitigt.

Da in der Wurzelgegend die Chitinisierung der Oberseite anders vor sich geht als die der Unterseite, so behandle ich zuerst die dorsale Platte der Doppellamelle und dann die ventrale. Ich ziehe dabei den Ausdruck »Achsel« vor, da die Bezeichnung »Wurzel« bisher nur für den Komplex der beweglichen Elemente üblich war, während die ungleichmäßig starke Chitinisierung auch einem Teile der an die Wurzel anschließenden Platte eigentümlich ist, und bezeichne als dorsale Achselplatte den Bezirk der Doppellamelle am Tergum, als ventrale Achselplatte den Bezirk am Pleuron. Ich nehme an, daß nach beendeter Chitinisierung der Deckflügel in der allgemeinen Form und Plastik der Wurzelsklerite mutatis mutandis dem aus der Ruhelage in die Flugstellung vorgenommenen Deckfügel eines ausgefärbten Käfers gleicht.

Die dorsale, convexe Achselplatte (Taf. XI, Fig. 8) verläuft gleichmäßig stark chitinisiert von ihrem spitzen Ende bis zur Schulterecke, knickt sich fast senkrecht ab, um nach einer zweiten Knickung ein wenig geneigt zur ursprünglichen Richtung bis zum Ende der Flügelwurzel weiterzulaufen, wodurch eine Art Treppe entsteht. An der Schulterecke hat der Flügel seine größte Breite (Taf. XI, Fig. 1 *Sch.E*). Nach vorn zu convergiert sein gebogener Seitenrand mit dem medialen Rande rasch zu einer mehr oder weniger dreieckigen Fläche (Taf. XI, Fig. 8). Der Fortsetzung des gebogenen Randes läuft in dieser eine Kerbe parallel, die als Transversale des Dreiecks zwei ungleich große Abschnitte gegeneinander abgrenzt, ein größeres Dreieck und ein kleineres trapezartiges Stück. Das Dreieck nenne ich Achselfeld (Taf XI, Fig 8 *A*). An seiner medialen Seite besitzt es einige der Kanten- und Seitenplastik des Schildchens entsprechende Rauhigkeiten. Der zweite trapezartige Abschnitt ist langgestreckt und ragt ein Stück weit über das Achselfeld vor. Eine Längsrinne teilt ihn in zwei zinkenartige Apophysen, die oral ein wenig auseinander weichen. Ihre Enden (Taf. XI, Fig. 8 *Ap.l* und *Ap.m*) werden durch eine Kerbe in zwei Gelenkhöcker geteilt.

Apophysen und Achselfeld sind die unmittelbare Fortsetzung der Elytrenfläche, somit die starren Bestandteile der dorsalen Achselplatte. An sie schließen sich noch mehrere untereinander bewegliche Plättchen von wechselnder Form. Es sind deren, wie schon Strauss-Dürckheim festgestellt hat, vier auf der Oberseite, von denen das letzte als Säule die hintere Kante der Achsel abschließt.

Vor der lateralen und mittleren Apophyse liegt das Vorachselstück (Préépaulière Strauss; Taf. XI, Fig. 8 *V*). Es schiebt sich zwischen das Vorderhorn des Schildchens und das Episternum und bildet mit letzterem ein Scharniergelenk, während zum Horn eine schmale Membran hinüberführt (Taf. XI, Fig. 9 *V*). Es stellt nichts andres als die flächenhaft verstärkte Insertionsstelle des Musculus extensor Elytri anterior in der Achselmembran vor, der am Vorderrand der Coxa II entspringt (Fig. 52 *Exa*). Die drei andern Achselstücke gruppieren sich eng zusammen und verbinden sich mit dem Vorachselstück durch eine breite Membran. Am meisten oral liegt das erste Achselstück (épaulière antérieure, Fig. 8 *Ach I*). Da es seiner Länge nach geknickt ist, hat es die Form zweier winkelig aneinander stoßender Pyramidenflächen. In der Figur gleicht das Plättchen einem spitzwinkligen Dreieck, da nur die eine Fläche in der Ebene der Zeichnung liegt, die zweite dagegen senkrecht zur Zeichnungsebene steht. Die

Spitze des Achselstückes schmiegt sich bei gehobenen Elytren in die Kerbe der mittleren Apophyse (*Apm*) zu einem Sperrschluß. Außerdem gelenkt die obere Kante mit dem lateralen Gelenkhöcker der Apophyse durch ein Ligament und kann infolgedessen gegen sie umgeklappt werden. Von der Spitze nach unten nimmt das Sklerit nicht nur an Breite, sondern auch an Dicke zu, bis es unten knollenartig anschwillt. Diese Verdickung ist zu einer Gelenkpfanne ausgehöhlt und sitzt auf dem Höcker des Elytrenpostamentes (Fig. 4 *Ep*). Ohne scharfe Grenze, lediglich durch eine dünnere elastische Zone geht die mediale untere Kante in den Unterrand der Schildchenkulisse über. Die untere Grenze des Plättchens, das die Fig. 8 zeigt, ist daher bei der Ablösung der Flügelwurzel vom Schildchen künstlich geschaffen. Durch das Sklerit wird die engste Vereinigung zwischen Achsel, Schildchen und Episternum hergestellt. Das zweite Achselstück (Fig. 8 *Ach II*) schiebt sich in den Winkel zwischen Achselstück I (*Ach I*) und Achselfeld (*A*). Es liegt letzteren nahe an, kann aber nur scharnierartig wie eine Türe nach einer bestimmten Richtung bewegt werden, so daß es den gesetzmäßigen Bewegungen der benachbarten Plättchen kein Hindernis bereitet.

Die dorsale Achselfläche wird hinten durch das größte Plättchen, das dritte Achselstück oder den Achselpfeiler (Taf. XI, Fig. 8 und 9 *Pf*) abgeschlossen. Es hat die Gestalt einer der Länge nach umgebogenen oblongen Platte und wendet seine Flächen zum Teil dem Schildchen, zum Teil dem Episternum zu. Der auf der Oberseite der Achsel liegende Abschnitt hat den Umriß eines Prismas und grenzt an die Achselplättchen I und II. Mit dem ersten vereinigt es sich durch eine sehr schmale biegsame Zone, so daß beide fast eine einheitliche Platte vorstellen. Die Basis steht auf dem Unterrand der Schildchenkulisse.

Die andre Hälfte des Plättchens ist unten breiter wie oben, und zieht sich wie ein Zipfel aus. Durch zunehmende Verdickung des Plättchens nach der Grundfläche wird die Knickung der beiden Felder zueinander verwischt, so daß der Winkel zwischen ihnen viel stumpfer wird, als er oben gewesen ist. Die obere Kante des Plättchens wird wie die Unterkante durch einen Einschnitt gekerbt. Die komplizierte Gestalt des Plättchens hat ihren Grund in den korrelativen Beziehungen zu den anliegenden Chitinteilen. In der oberen Kerbe liegt der verdickte glatte Rand des Achselfeldes, unter dem der Pfeiler sich hin und her schiebt. Die untere Kerbe aber sitzt am Hinterhorn des Schildchens durch ein Scharniergelenk. Die Plastik des Plättchens stimmt weiterhin mit der Plastik des Hinterhornes (Taf. XI, Fig. 3 und 4 *HH*) genau

überein; denn das umgelegte Plättchen drückt sich fest in dessen Rinne. Für die Bewegung des Sklerites ist die Scharnierverbindung mit dem Hinterhorn und die longitudinale Knickung von großer Bedeutung. An der medianen Kante inserieren die Adductoren der Wurzel (Taf. XIV, Fig. 54 *AdE I* und *II*). Durch ihre Kontraktion verliert das Achselfeld seine Stütze und der Flügel wird aus der Flugstellung zurückgenommen. An der abgeknickten Fläche inseriert der hintere Extensor (Taf. XIV, Fig. 54 *Ex.p*). Seine Kontraktion bewirkt, daß das Achselstück sich aufstellt und den Deckflügel entgegengesetzt bewegt.

Viel ärmer an Chitinversteifung ist die ventrale Platte der Elytren (Taf. XI, Fig. 9). Ihre concave Fläche stellt zwar eine gleichmäßig dicke Chitinlage vor, die dicht unter der convexen liegt und durch mehr oder weniger hohe Querbrücken mit ihr in Zusammenhang steht, aber in der Achselplatte, also vor der Schulterecke, überwiegen die schwach chitinisierten Bezirke.

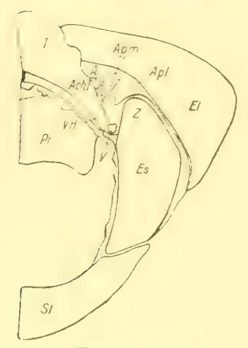
An der Vorderkante der Elytren finden wir unter der obengenannten lateralen Apophyse (Fig. 8 *Apl*) eine ihr ähnliche ventrale (Taf. XI, Fig. 9 *Apv*). Sie stellt gewissermaßen die abgeknickte von oben nicht sichtbare Kante der Elytrenachsel dar. Auch sie besitzt durch eine Kerbe am Ende zwei Gelenkhöcker. Die Kerbe gleitet über den Höcker der Elytrenschiene des Episternum, wenn der Flügel vorgezogen wird. Die anale Kante der Achselplatte wird durch die abgebogene Fläche des dritten Achselstückes (*Pf*) versteift, darüber aber durch ein Stück des Achselfeldes, das die Achselkante ventral umgreift. Der größere Bezirk der Ventralplatte, der unter dem Achselfeld liegt, bleibt membranös, so daß sich das dritte Achselstück, das bei hochgestellten Elytren die Kante des Achselfeldes unterstützt, beim Zurücknehmen der Elytren leicht in die Fläche des Feldes hineinlegen kann.

Die andern Versteifungen der Achsel erwähne ich nur der Vollständigkeit halber. Das eine Plättchen liegt neben der unteren Apophyse, das andre vor dem Achselstück III. Letzteres hat die Gestalt eines Halbringes und hilft das zweite Achselstück an die Transversalapophyse des Episternum festklemmen.

Wie Fig. 2 zeigt, sind bei geschlossenen Elytren die beweglichen Achselplättchen unsichtbar. Die Lateralansicht läßt lediglich das Achselfeld *A* erkennen, mit den beiden anliegenden Apophysen *Apm* und *Apl*. Die laterale Kante der Elytrenachsel wird eben verdeckt durch die Zunge des Episternum (Taf. XI, Fig. 3 *Z*), da der Flügel durch Vermittlung des Achselstückes I auf dem Elytrenpostament ruht, das tiefer als der Rand der Zunge liegt. Ebenso lagert sich die

mediale Partie der Elytrenachsel mit den Achselstücken I, II, III eng an die gerade aufsteigende Wand der Schildchenkulisse an, und zwar so, daß die Teile wie Patrize und Matrize zusammenstimmen. Betrachtet man den Mesothorax von vorn, so bekommt man den Eindruck, daß die Achsel in einem engen Spalt eingeschlossen ist. In dieser Ansicht ist nur das Vorachselstück ganz sichtbar, da es in der Achsel am weitesten vorgeschoben ist (Textfig. 8 *V*). Die enge Nachbarschaft von Schildchen, Achsel und Episternum ist darin begründet, daß durch die Bildung des Gelenkkonus eine glatte, drehrunde Oberfläche der Komponenten erfordert wird.

Die Beziehungen der Achsel zu den Nachbarteilen komplizierten sich dadurch noch mehr, daß sie in der Ruhe gefaltet wird. Löst man die Achsel aus ihrem Zusammenhange mit den anliegenden Skleriten, so klappt sie stets zusammen und nimmt diejenige Lage ein, die ihr bei zurückgelegten Elytren zukommt. Die Falte läuft vom Vorachselstück nach hinten aufwärts zum Achselfeld.



Textfig. 8.

Mesothorax und Elytrenachsel von *Lucanus cervus* L. von vorn gesehen. Vergr. 1 × 5. ***AchI***, Achselstück I; ***Apl***, laterale Apophyse; ***Apm***, mediale Apophyse; ***El***, Elytron; ***Es***, Episternum; ***Pr***, Praephragma; ***St***, Sternum; ***T***, Tergum; ***V***, Vorachselstück; ***VH***, Vorderhorn des Schildchens.

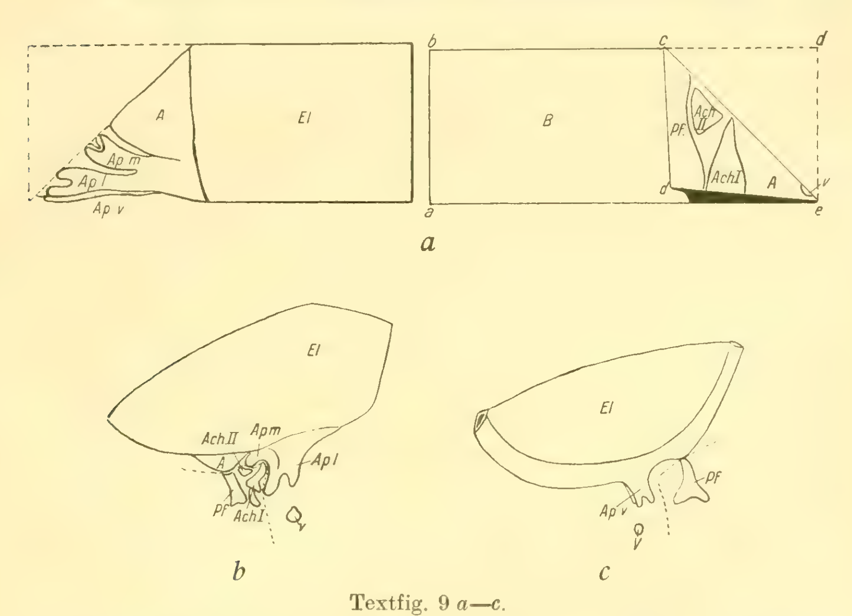
Man kann sich das Prinzip der Faltung klarmachen, wenn man ein oblonges, rechteckiges Stück Papier (Textfig. 9 oben *a b c d e*) an einer Ecke einbiegt. Stellt man nun die kleinere umgebogene Fläche (*c d e*) vertikal, so daß die Knickungskante von vorn nach hinten ansteigt, so wäre das große Feld *B* mit der Elytrenfläche und die Fläche um die Knickung mit der Achsel zu vergleichen. Man kann nun die große Fläche um die festgehaltene kleine so herumbiegen, daß sie aus ihrer Ruhelage schief nach außen und oben von hinten unten bewegt wird.

Bezeichnen wir an unsrem Modell (Textfig. 9 *a* rechts) die kleine Fläche mit *A*, die größere mit *B*, so müssen wir, um darauf die Sklerite der Achsel zu skizzieren, folgende Anordnung treffen.

Die Fläche *A* wird hinten abgeschlossen durch das Achselstück III (*Pl*). Dann folgt nach vorn Achselstück II (*Ach II*), oben an die Knickungskante stoßend, und davor Achselstück I (*Ach I*). An die Spitze der Fläche würde das Vorachselstück (*V*) zu liegen kommen. (Auf der Unterseite schließt sich an das Achselstück III das kleine halbringförmige Sklerit.)

Der Oberseite der Fläche *B*, die über die Kante weg die Oberseite der Wurzel fortsetzt, gehören die starren Enden der Elytren (Textfig. 9 *a* links) an. Den spitzen Winkel füllen die drei Apophysen (*Apm*, *Apl*, *Apv*), die sich nach rückwärts zum Wurzelfeld verbreitern. Die unter der zweiten gelegene dritte Apophyse (*Apv*) können wir uns dadurch markieren, daß wir den Seitenrand ein wenig nach unten falten.

Vergleichen wir unser Schema mit dem natürlichen Objekt. Der



Textfig. 9 *a*—*c*.

a. Schematisches Modell der Faltung der Elytrenachsel von vorn und von hinten. *A*, kleine Fläche; *B*, große Fläche. — *b*. Die Falte in der linken Elytrenachsel von oben beim Maikäfer. Vergr. 7/1. — *c*. Die Falte von unten. Vergr. 7 × 1. *A*, Achselfeld; *AchI*, *II*, Achselstück I, II; *Apl*, Lateralapophyse; *Apm*, Medialapophyse; *Apv*, Ventralapophyse; *El*, Elytron; *Pf*, Pfeiler; *V*, Vorachselstück.

gehobene Deckflügel stellt den weniger komplizierten Zustand vor, da die Faltung fast aufgehoben ist und Elytren und Wurzel in einer Ebene liegen: Die Plättchen stehen parallel hintereinander. Bringen wir dagegen die Elytren in die Ruhelage zurück, so prägt sich die Falte immer deutlicher aus und die Plättchen liegen quer zueinander. Die Knickungskante verläuft allerdings nicht einfach gerade, sondern biegt sich im Winkel ein, was durch die Gelenkverbindung und die Stellung der Sklerite ermöglicht wird (Fig. *b* u. *c*). Auf der Oberseite der Elytrenbasis beginnt die Knickung medial neben dem Vorachselstück, läuft in die Kerbe der Apophyse I, biegt sich ihrem Innenrande parallel ab und setzt sich

mit stumpfwinklig geänderter Richtung zum Rande des Wurzelfeldes fort. Da die Unterseite zum großen Teil der Sklerite entbehrt, so spricht sich die Knickung hier weniger exakt aus. Sie beginnt hinter den Apophysen und endet über den Achselstück III.

Auf dem geknickten Verlauf der Falte gründen sich die verschiedenen Bewegungen der Elytren in vertikaler und horizontaler Richtung. Sie werden hervorgebracht durch die angrenzenden Teile des Schildchens. Bei der wichtigen Rolle, die ihnen für die Mechanik der Elytren zukommt, muß ich diese Beziehungen noch kurz erörtern.

Die schlaffe Lateralmembran nimmt in der Nähe der vorderen Apophysen einen relativ großen Bezirk ein, weniger breit ist sie in der Gegend des dritten Achselstückes. Das erste Achselstück ist innig mit dem Schildchen und dem Pleuron vereinigt; seine Lage wird noch dadurch fixiert, daß die untere knollenartige Verdickung genau in die eine Delle des Schildchens paßt und durch diesen Kraftschluß während der Bewegung der Elytren und des Schildchens ständig festgehalten wird. Außerdem sitzt die untere Gelenkpfanne auf dem Elytrenpostament auf. Sie umgreift dessen Gelenkkopf zu einem Kugelgelenk und kann sich in beschränktem Maße neigen, aber nicht verschieben. Eine gewisse Bewegungsfreiheit ist notwendig, damit die Wirkungen der indirekten Muskeln auf die Elytren übertragen werden können.

Durch das Achselstück I steht das Schildchen in engster Beziehung zum Episternum. Das Kugelgelenk gestattet ihm die oben erwähnten Schaukelbewegungen auf dessen festem Widerlager, die völlig gesetzmäßig vor sich gehen, da das Schildchen rechts und links in gleicher Weise fixiert ist.

Der Sperrhöcker des Elytrenpostamentes, der stets in seiner Lage bleibt, greift in der Ruhelage der Elytren in die Kerbe der unteren Apophyse und hält diese und damit die Elytren in ihrer Lage fest. Bei gehobenen Elytren (Fig. 9) steht die Apophyse vor und über ihm. Der Höcker bildet mit der Apophyse ein weiteres Gesperre für den zurückgelegten Deckflügel.

Hinterflügel und ihre Insertion.

Dem Hinterflügel der Käfer fällt die ganze Aufgabe zu, den Körper durch kräftige und schnelle Flügelschläge zu heben und fortzubewegen. Infolgedessen hat er eine größere Fläche als bei andern Gruppen, wo er in der Ruhe kaum oder wenig über das Abdomen hinausragt. Fläche und Länge des Flügels stehen in bestimmtem Verhältnis zu dem Gewicht des Körpers. Nach den Berechnungen Müllenhoffs (26) und meinen

Messungen lassen sich für einige Lamellicornier beispielweise folgende Zahlen anführen:

	Gewicht g	Länge cm	Inhalt qcm
Melolontha melolontha	0,9508	2,5	1,83
» »	0,4	2,3	1,16
» »	0,6	2,51	1,29
Lucanus cervus L.	4,7	3,7	3,88

Nach MÜLLENHOFF gehören kurze Zeit fliegende Käfer und Insekten mit Zierarten wie *Lucanus* zum Wachtel- oder Fasanentypus. »Sie sind dadurch charakterisiert, daß sie niemals schweben oder segeln können. Sie fallen daher sehr schnell, selbst heftig zu Boden, sobald die wegen der relativen Kleinheit und Kürze der Flügel notwendigerweise sehr raschen und einen großen Kraftaufwand erforderlichen Flügelschläge aufhören.«

Stets übertrifft der Hinterflügel den Deckflügel bedeutend an Länge. Ich habe folgende Zahlen gefunden:

	Hinterflügel	Deckfl.	absolute Differenz	Verhältnis
Rhizotrogus solstit.	19 mm	12 mm	7 mm	1 : 0,6
Trichius fasciatus	13 mm	7 mm	6 mm	1 : 0,6
Copris lunaris	22 mm	13 mm	9 mm	1 : 0,6
Cetonia aurata	22 mm	13 mm	9 mm	1 : 0,6

Infolgedessen muß er in der Ruhe zusammengelegt und gefaltet werden, um unter den Elytren Platz zu finden.

Die dreieckig oblonge Form des Hinterflügels ist für seine Funktion von ausschlaggebender Bedeutung; denn ein langgestreckter Flügel hat eine höhere Tragkraft als ein kurzer. Wird eine Fläche vorwärtsbewegt, die etwa ebenso breit wie lang ist, so wird die Luft an der Vorderkante zerteilt. Die unter die Fläche gepreßte und für den Flug hauptsächlich wirksame Luftmenge strömt aber sofort nach hinten und an den Seiten aus. Bei einer rechteckigen Fläche wird mehr Luft zurückbehalten (da sie seitlich nicht so rasch abströmt) und mindestens so viel, daß die Platte schon lange schwebt und sich vorwärts bewegt, ehe der elastische Stützpunkt an Hubkraft einbüßt.

Im Gegensatz zur gleichmäßig starren Beschaffenheit der Elytren steht die Geschmeidigkeit und Elastizität der Hinterflügel. Er stellt eine Doppelplatte vor mit abwechselnd dünnen und dickeren Chitinschichten, mit membranösen Feldern und stärkeren Adern. Der Aderverlauf der Käfer wurde schon oft eingehend untersucht. STRAUSS-

DÜRCKHEIM (37) und CHABRIER (11) behandelten ihn bei ihren Studien des Flugapparates, die neueren Forscher aber suchten ihn zu systematischen Zwecken zu benutzen. Doch wurde erst durch COMSTOCK und NEEDHAM (14) auf Grund vergleichender Studien eine neue Nomenklatur eingeführt. Sie unterscheiden sechs Hauptadern: Costa, Subcosta, Radius, Media, Cubitus und Analis.

Auf COMSTOCK und NEEDHAM fußend teilte GANGLBAUER (15) 1902 die Käfer in drei Gruppen ein, die er als Adephagen-, Staphilinoiden- und Cantharidentypus bezeichnete. Die Lamellicornier rechnete er zum dritten Typus. Das Charakteristische dieser Gruppe liegt nach ihm darin, »daß ein Teil (M_1) (Textfig. 11, S. 391) des Astes der Media (M_2) als sogenannte rückläufige Ader ausgebildet und mit der Media am Gelenk hakenartig verbunden ist. Ebenso ist ein Teil des Astes (R_2) des Radius (R_1) als rückläufige Ader ausgebildet. Gegen die Spitze des Flügels treten häufig apicale Teile der Äste des Radius und der Media als Strahladern auf. Dieser Typus zeigt die weitgehendsten Modifikationen, doch ist er an dem charakteristischen Haken der Media am Gelenk in der Regel sofort zu erkennen« (Textfig. 11).

Durch diese auf vergleichende Studien begründete Nomenklatur wurde für die Flügelfläche endgültig Klarheit geschaffen. Allein die Flügelwurzel blieb dabei völlig unberücksichtigt, obwohl sie ein untrennbarer Bestandteil des Flügels ist. Umgekehrt haben mehrere ältere Autoren ihr Hauptaugenmerk auf die Wurzel gerichtet und das Adernetz oberflächlich abgehandelt. Diese Fehlerquellen führten notwendigerweise zu großer Unklarheit, die noch gesteigert wurde durch den Umstand, daß fast jeder Autor für die Wurzelsklerite willkürlich neue Namen einführte, die nicht immer für alle Insektenordnungen gleichmäßig verwendbar sind oder sich auf spezifische Charakteristica beziehen. Die nachfolgende Tabelle stellt die Synonyme fest und erleichtert den Vergleich.

AMANS war der erste, der das Bedürfnis nach Klarheit erkannte und die Wurzel vergleichend morphologisch behandelte. Auf Grund einer genauen Analyse stellte er eine einheitliche Nomenklatur für alle Insektengruppen auf. Wohl vernachlässigte er den durchaus natürlichen physiologischen Zusammenhang, allein er verstieß nicht gegen ihn, wie neuerdings VOSS (39), der die Gelenkstücke einteilt »in solche, welche als Duplikaturen auftreten und als eigentliche Flügelgelenkstücke von beiden Seiten, ober- wie unterseits sichtbar sind — und solche, welche als Thorakalgelenkstücke als einfache Platten erscheinen und als Tergalgelenkplatten den Übergang zum Tergit,

1822 CHABRIER	1828 STRAUSS	1885 AMANS	1905 VOSS	1909 SNODGRAS
Humerus	Axillaire antérieure	Antesigmoide?	Vordere Tergalplatte	1. Axillary
		Sigmoid	Mittlere Tergalplatte	
	4. Axillaire	Dorsoterminale	Hintere Tergalplatte	4. Axillary
Omoplate	2. Axillaire	Submédiane	Mittelgelenkstück Vermittlungsplatte in der Analwurzel	2. Axillary
Onguiculus	4. Axillaire	Terminale	Analwurzelplatte Vordere Analgelenkplatte	3. Axillary
Onguiculus	4. Axillaire	Terminale	Hintere Analgelenkplatte	
		Osselet de pronation	Episternalgelenkplatte Vordere Epimeralgelenkplatte Hintere Epimeralgelenkplatte	

als Pleuralgelenkplatten den Übergang zu den Pleuren vermitteln. Zwischen beiden letzteren verläuft die Ansatzlinie des Flügels«.

Der Flügel und besonders seine Wurzel ist ein Gebilde, dessen Form in erster Linie als Ausdruck seiner mechanischen Tätigkeit und Inanspruchnahme aufzufassen ist. Ich möchte mich daher der aus rein morphologischer Betrachtungsweise hervorgegangenen zonaren Einteilung der Wurzel, wie sie Voss (39) fordert, nur mit Vorbehalt anschließen, denn sie tut der mechanischen Nachbarschaft der Teile Gewalt an und zerstört sie, statt sie klarzustellen. Die Sklerite wirken vor allem, weil sie in mediodistaler Richtung ineinander greifen, nicht weil sie sich in orocaudaler Richtung hintereinander lagern.

Der aus der Ruhelage hervorgezogene und entfaltete Flügel nimmt in der Reihe der aufeinander folgenden Flugphasen eine Art Mittelstellung ein und gestattet die klarste Übersicht über die für den Flug bedeutungsvollen Formeigentümlichkeiten. Es ist daher notwendig, bei

einem frisch getöteten Tier die Elytren zu entfernen und den Flügel in die Fluglage zu bringen.

Jeder vollkommene Flügel muß einen kräftigen Vorderrand besitzen, damit er wie eine Messerschneide die Luft zerteilen kann. Bei großer Fortbewegungsgeschwindigkeit des Tieres muß der Vorderrand elastisch sein, damit er dem Anprall verschiedenartiger Luftströmungen nachgibt und nicht Schaden leidet, vielmehr ihn geschickt ausnützt. Dem steifen Vorderrand muß ein elastischer Hinterrand entsprechen, der das Entstehen hemmender Wirbelströme verhindert und die vom Vorderrand und der Flügelfläche aufgenommene Luftmenge in unschädlichen Kreisströmen abfließen läßt.

Der Hinterflügel entspricht diesen Anforderungen in vollkommener Weise.

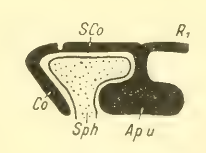
Costa, Subcosta und Radius 1 (Textfig. 11) sind gemäß ihrer Aufgabe miteinander zu einer einheitlichen Chitinleiste verschmolzen. Sie verstärkt in gleicher Dicke etwa zwei Drittel des Vorderrandes, wird dann durch eine Kerbe unterbrochen und setzt sich bandartig und schwächer zur Flügelspitze fort. An der Kerbe zweigt der Radius 2 ab. Wenn der Flügel in die Ruhelage zurückgenommen und gefaltet wird, biegt sich hier die Flügelspitze gegen den Radius um. Das Gelenk ist ein Scharniergelenk und gestattet nur in querer Richtung freie Beweglichkeit, ebenso wie eine Papierrolle, die man abknickt, nur gegen sich selbst umgebogen werden kann. Diese Mechanik allein macht es möglich, daß sich der gefaltete apikale Teil aus der Ruhelage des Flügels ausstrecken kann, wie auf S. 393 erörtert werden wird.

An der Flügelwurzel entfernt sich das Ende der Costa von den andern Adern. Die miteinander verschmolzenen Subcosta und Radius bilden einen Stumpf mit zwei knorrigen Ästen, von denen der eine in der Richtung der vereinigten Adern weiterläuft, während der andre sich nach unten neigt und dadurch in enge Beziehung zum Sperrhöcker tritt. Die Apophysen der drei Adern werden von Amans als apophyse antérieure, interne und inférieure bezeichnet (Taf. XI, Fig. 7).

Die Costa unterscheidet sich von den dahinter liegenden Adern durch ihre oblonge Gestalt. Sie gleicht einer langgezogenen Schuppe und bedeckt die Subcosta, wobei sich ihre freie Fläche abwärts neigt. Durch ihre Verbindung mit der Subcosta kann sie gegen diese aufgeklappt werden. In der Ruhelage des Flügels, wo sie mehr oder weniger heruntergeschlagen ist, schließt sie mit der unteren Apophyse einen Hohlraum ein (Taf. XI, Fig. 11 *Co*). Die Costalfläche zieht sich nach zwei Seiten zu einer Spitze aus, von denen die distale allmählich mit der

Subcosta verschmilzt, während das andere Ende als vordere Apophyse vorspringt (Taf. XI, Fig. 11 *Co*). Die untere Apophyse gleicht einem Knopf, der auf einem Stiel sitzt (Taf. XI, Fig. 10 *Apu*). Daher ergibt sich für die betreffende Gegend das schematische Querschnittsbild der Textfig. 10.

Der Hohlraum zwischen Costa und unterer Apophyse wird bei zurückgelegtem Flügel vom Sperrhöcker (*Sph*) ausgefüllt, der die untere Apophyse in ihrer Lage fixiert. Beide bilden ein Schnappgelenk. Ohne Bewegung des Sperrhöckers ist es der Apophyse und damit dem Flügel unmöglich, sich aus dem Verschluß frei zu machen. Die Plastik des Sperrhöckers kongruiert mit den Formverhältnissen der benachbarten Teile. Sein Dorn schiebt sich genau zwischen die Enden der vorderen und hinteren Apophysen und teilt infolgedessen seine Bewegungen den Apophysen mit (Taf. XI, Fig. 10). Durch ihn kommt hauptsächlich die Vorwärtsbewegung des Flügels aus der Ruhelage zustande. In der Fluglage des Flügels kann man die Beziehungen des Sperrhöckers zur Nachbarschaft nicht ohne weiteres erkennen. Wird aber der Flügel in seiner Ruhelage daraufhin untersucht, so stellt sich heraus, daß die schalenartige Vertiefung der verschmolzenen Adern neben der unteren Apophyse das Spiegelbild der unregelmäßig knorrigen Verdickung des Sperrhöckers darstellt.



Textfig. 10.
Schematischer Querschnitt durch Costa (*Co*), Subcosta (*SCo*), Radius (R_1), Sperrhöcker (*Sph*) und untere Apophyse (*Ap u*).

Nach hinten zu lockert sich der intime Verschluß des Sperrhöckers mit der unteren Apophyse, indem er sich abschrägt. Wird er um seine Achse nach außen gedreht, so bekommt die Apophyse die für die Vorwärtsbewegung des Flügels nötige Bewegungsfreiheit.

Die obere Apophyse (Taf. XI, Fig. 7 *Ap o*) liegt über der zweiten. Sie verjüngt sich in ihrem kurzen Verlauf nach der Wurzel zu, wird aber unvermittelt schief abgestutzt. Ihre mediale Fläche ist unregelmäßig concav ausgehöhlt, nach hinten steht ein kleiner Sporn rechtwinklig ab. Längs der Basis steht die Apophyse durch ein Ligament mit dem Hakenende des Sigmoides (*Si*) in Verbindung, und ist auf diesem scharnierartig beweglich. Alle Lageveränderungen des Sigmoides müssen dadurch auf die Apophyse und infolgedessen auf die Flügelfläche übertragen werden. Das Ende des Sigmoides ist höckerig convex und paßt genau in die Concavität der Apophyse. Bei ausgestrecktem Flügel berühren sich daher die korrespondierenden Flächen zu engem Verschluß (Taf. XI, Fig. 7). Dabei drückt eine vorspringende Schuppe

am Sigmoidkopf auf den Sporn der Apophyse und hält ihn fest. Dieses Gesperre hat für die innige Verbindung vom Sigmoid mit den Vorderrandadern die größte Bedeutung; denn nur dadurch können die Bewegungen des motorischen Apparates auf die Flügelfäche übertragen werden.

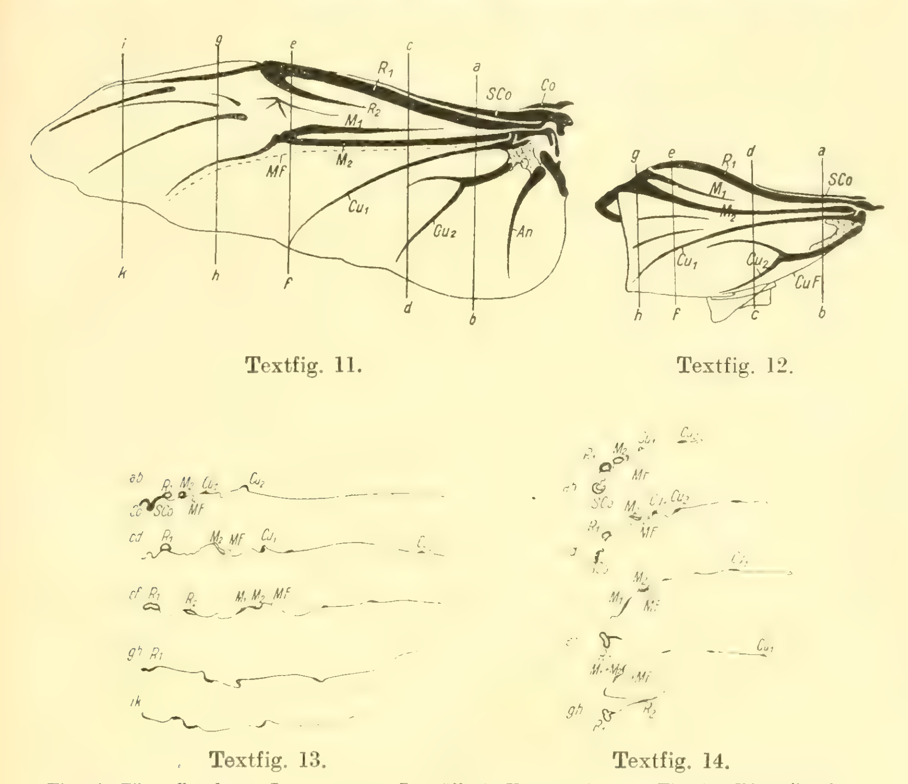
Der physiologische Zusammenhang der Vorderrandadern mit dem Tergum wird abgesehen von der schlaffen Lateralmembran lediglich durch das Sigmoid bewerkstelligt. Es hat die Form eines Hakens, dessen umgebogener Teil an die hintere Apophyse stößt, dessen entgegengesetztes Ende sich plattenförmig verbreitert und an seiner medialen Kante mit der lateralen Wand des Tergum durch ein Ligament in engster Verbindung steht. Nur diese Fläche liegt bei ausgestrecktem Flügel annähernd horizontal. Der Haken steigt nach vorn und oben in die Höhe, da die Apophysen höher liegen als die Sigmoidfläche. Das Sigmoid ist eine Chitinverdickung der dorsalen Achselmembran. Seine Unterfläche gleitet auf einer Chitinverdickung der Unterseite, die mit dem Pleuralgelenkkopf verschmolzen ist. Während der verschiedenen Flügelbewegungen wird der Angriffspunkt verändert, da das Sigmoid über den Kopf hinweggleitet. Die Führung dieser Verschiebungen ist vollkommen zwangsläufig, da die Ränder des Sigmoidhakens an der Unterseite vorspringen und somit eine tiefe Rinne für die Aufnahme des Pleuralgelenkkopfes bilden.

Werden durch das Schnappgelenk die tergalen Bewegungen an und für sich auf den Flügel übergeleitet, so wird durch die innere Führungsrinne erst eine völlig exakte und zwangsläufige Übertragung ermöglicht und zwar während aller Flugphasen. Die untrennbaren Elemente: Tergum, Sigmoid, Vorderrandadern und Pleuralgelenkkopf bilden den wichtigsten mechanischen Komplex für alle Bewegungen des Flügels.

Jeder leise Druck des Tergums bewirkt auf das Sigmoid einen entsprechend vergrößerten Ausschlag des entgegengesetzten Hebelarmes, der auf dem Pleuralgelenkkopf spielt, so daß die Vorderrandadern stets zuerst die Luft durchschneiden. Die Festigkeit des Schnappgelenkes und die Zwangsläufigkeit der Sigmoidrinne gewinnt noch an Bedeutung, wenn man sich die Größe der gesamten Flügelfläche und die von ihr zu leistende Arbeit vergegenwärtigt. Denn mit Hilfe des Luftwiderstandes soll das ganze Gewicht des Käfers gehoben und fortbewegt werden.

Gleich wichtig wie die eben besprochenen Teile des Flügels ist die Media für den Flug, aber in andrer Beziehung. Sie besitzt die gleiche

Stärke wie der Radius und versteift die Membran hinter ihm. Innerhalb des Feldes wird die physiologische Verbindung mit dem Radius 1 und 2 durch die rückläufige Media 2 hergestellt (Textfig. 11). Wo letztere sich abzweigt, wird die Media 1 durch eine Kerbe verengt und setzt sich als schwächer chitinisierter Streifen zum äußeren Flügelrande fort. Die Anwesenheit des Ligamentes zwischen den beiden



Textfig. 11. Textfig. 12.

Textfig. 13. Textfig. 14.

Fig. 11. Hinterflügel von *Lucanus cervus* L. geöffnet. Vergr. ×1,5. — **Fig. 12.** Hinterflügel von *Lucanus cervus* L. gefaltet. Vergr. ×1,5. — **Fig. 13.** Querschnitt durch den geöffneten Hinterflügel in den durch Buchstaben angegebenen Richtungen. Vergr. ×2. — **Fig. 14.** Querschnitte durch den geschlossenen Hinterflügel in den durch Buchstaben *a*—*k* angegebenen Richtungen. Vergr. ×2. *An*, Analis; *Co*, Costa; Cu_1, Cubitus 1; Cu_2, Cubitus 2; *CuF*, Cubitalfalte; R_1, Radius 1; R_2, Radius 2; *SCo*, Subcosta; *MF*, Membranfalte; M_1, Media 1; M_2, Media 2.

Stücken bedingt die Querfaltung des Flügels in der Ruhelage. Die Media 2 convergiert nach der Wurzel zu mit dem Radius, um sich ganz nahe an ihn anzuschmiegen. Sie endet ein Stück vor ihm in zwei schmalen Spangen, die durch ein Ligament die Ader mit der Sigmoidfläche und den analen Gelenkplatten zusammenhalten. Doch verhindert der lose Zusammenschluß mit dem Sigmoid die unmittelbare Teilnahme

an dessen Bewegungen. Die Chitinspangen steigen vom Ende der Ader zur tiefer gelegenen Sigmoidfläche abwärts.

Es ist eine Eigentümlichkeit der Adern und damit auch der Flügelmembran, daß sie höher liegen als die Ansatzlinie der Flügelwurzel am Tergum. Dadurch, daß die Wurzelsklerite zwischen den umgebogenen Rand des Metapleurons und die gehobene Flügelfläche eingeschaltet sind, erhält der Flügel eine bedeutendere Bewegungsfreiheit; er kann viel stärkere Ausschläge nach unten ausführen und kommt nicht in Berührung mit der pleuralen Partie des Metathorax, wodurch der Flügelschlag an Kraft einbüßen würde (vgl. Taf. XIV, Fig. 66).

Obwohl die Media mit dem motorischen Apparat nur indirekt in Verbindung steht, macht sie alle Bewegungen des ihm angelagerten Radius mit, weil sie sich an der Basis ein wenig unter ihn schiebt (Textfig. 12 und 13). Diese Einrichtung ist notwendig aus zweierlei Gründen. Beim Heben des Flügels wird durch den Luftwiderstand ein Druck auf die Flügelfläche ausgeübt, der die Media abwärts drückt, so daß sie sich vom Radius entfernt. Die Zwischenmembran wird dabei schlaff, und der Radius, dem vom Sigmoid her die Bewegung mitgeteilt wird, durchschneidet vor der Media messerartig die Luft. Umgekehrt drückt sich beim Senken des Flügels die Media fest an den Radius, die erschlaffte Membran wird steif und übt als breite Fläche einen wirksamen Druck auf die Luft aus. So verhindert die Media, daß bei schnellen Schlägen die Flugmembran hinter dem steifen Vorderrand des Flügels schlapp und unregelmäßig nach Art eines an der Raa lose befestigten Segels hin und her flattert und die Sicherheit des Fluges in Frage stellt.

Die Anordnung der Adern läßt sich mit einer Jalousie vergleichen, deren Blätter dachziegelartig übereinander greifen und in einer gewissen Stellung eine steife Platte bilden. Werden die Blätter um ihre Längsachse gedreht, so stehen ihre Flächen parallel aneinander, der feste Zusammenhang ist gelöst und jedes Blatt für sich elastisch und biegsam.

Vermöge seiner jalousieartigen Verbindung mit der Media hat der Radius genügende Bewegungsfreiheit, sich ein wenig um seine Längsachse zu drehen. Die Drehung läßt sich deutlich an der Stellung der Costa ablesen, die von den verschmolzenen Adern des Vorderrandes sich vertikal abknickt. Wenn in der Ruhestellung der Radius abwärts rollt, schaut man auf die Fläche der Costa (Taf. XI, Fig. 11 *Co*). Beim vorgezogenen Flügel aber schiebt sich der Radius auf die Media, indem er sich zurückdreht. Damit biegt sich die Costa auf und statt ihrer Fläche bietet sie ihre Kante dar. Ich habe in den Textfig. 13 und 14

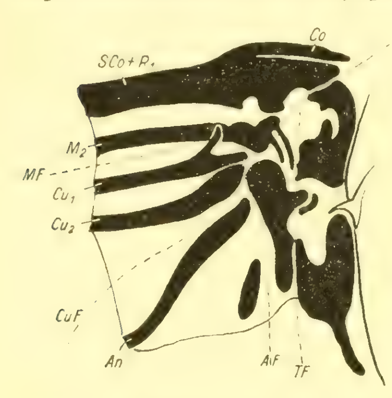
eine Reihe von Querschnittsbildern des geöffneten und geschlossenen Flügels wiedergegeben, durch welche die geschilderten Verhältnisse erläutert werden. Zwar besteht die Jalousievorrichtung nur an der Berührungszone von Radius und Media, aber die Drehung wird um so deutlicher, je größer die Entfernung von der Wurzel ist; denn beide Adern sind lange Hebelarme. Ihre Wirkung besteht darin, daß das querläufige Gelenk zwischen Radius und Media geöffnet und geschlossen wird.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß Radius und Media in etwa zwei Drittel der Länge vorn und hinten eingekerbt sind. Wird der Flügel eingelegt und der Radius nach außen von der Media weggedreht, so knickt sich sein apicales Ende vermöge des Scharnieres ohne weiteres um, und die Membran wird zusammengelegt. Beim Vornehmen des Flügels macht der Radius die umgekehrte Drehung zurück auf die Media und teilt diese in verstärktem Maße dem Scharniergelenk mit. Dadurch neigt sich dessen Achse, die ursprünglich senkrecht zur Flügelfläche stand, schief nach hinten, das Ende des Radius biegt sich in die Richtung der Ader auf und die zerknitterte Membran zwischen ihr und Media wird gespannt. Das läßt sich sehr leicht an einer Papierrolle nachmachen, die man an einer Stelle abknickt. Hält man den abgeknickten Teil in der Hand und dreht den andern um seine Achse, so spürt man in der Hand, die den ersteren festhält, einen Zug nach vorn. Derselbe Zug ist es, der die Falte ausbreitet. Solange die Drehung des Radius andauert, was während des ganzen Fluges der Fall ist, solange bleibt die Flügelspitze flächenhaft ausgebreitet und elastisch. Nur so ist es zu verstehen, daß ein Gelenk, das weit vom motorischen Apparat und mit ihm nur indirekt in Verbindung steht, geöffnet und geschlossen werden kann.

Costa, Subcosta, Radius und Media versteifen einen Bezirk der Flügelfläche von der Form eines spitzwinkligen Dreiecks. Das Feld nenne ich Costalfeld[1]. Hinter ihm verläuft eine tiefe Falte. Bei der Aufsicht auf die Flügelfläche erkennt man sie nicht sofort, da sie von der Media zum Teil verdeckt und von keiner Querader unterbrochen wird, wie bei den Adephagen, wo man die Falte ohne weiteres wahrnehmen kann. Um ihre Tiefe festzustellen, muß man Querschnitte durch den ausgebildeten Flügel machen (Textfig. 13 und 14).

[1] Voss (39) spricht beim Käfer von einem Costalfeld in dem hier gebrauchten Sinn. Er stützt sich dabei auf Amans (3), doch dürfte er ihn nicht richtig interpretiert haben. Denn Amans bezeichnet (S. 157) die Vereinigung der Adern antérieure, subantérieure und proantérieure = Costa, Subcosta und Radius als versant basilaire antérieure.

Durch die Falte wird das Costalfeld des Flügels von dem dahinter gelegenen Analfeld abgegrenzt. Dem Costalfeld gleicht es durch seine dreieckige Form; während dieses aber durch seine Spitze mit dem Thorax vereinigt ist, liegt das Analfeld mit seiner Breitseite ein Stück weit dem Thorax an. Die Versteifung besorgen die Cubitalader 1 und 2 und die Analader (Textfig 11). Von diesen ist nur die erste kräftiger chitinisiert, erreicht aber nicht die Stärke der Adern im Costalfeld. Das Analfeld ist durch ein Gelenk des Cubitus mit dem Costalfeld in Verbindung (Taf. XI, Fig. 7; Textfig. 15). Nahe an der Wurzel erhebt sich auf dem Cubitus ein Sporn, der in eine Grube der Media 1 paßt und sich mit ihr ligamentös vereinigt. Wenn das Costalfeld die Bewegungen des Tergums mitmacht, so kann die Media 2 auf dem Gelenkkopf in orocaudaler Richtung spielen und sich dadurch auf dem Cubitus 1 drehen. Aber das Gelenk hat nur einen Freiheitsgrad, denn durch die innige Verbindung der Elemente wird die Bewegung zwangsläufig beschränkt.



Textfig. 15.

Aufsicht auf die Hinterflügelachsel von *Lucanus cervus* L. mit den eingezeichneten Falten Vergr. × 5. *AF*, Analfalte; *An*, Analis; *Co*, Costa; Cu_1, Cubitus 1; Cu_2, Cubitus 2; *CuF*, Cubitalfalte; M_2, Media 2; *MF*, Membranfalte; R_1, Radius 1; *SCo*, Subcosta; *TF*, Terminalfalte.

Die strahlenförmige Verteilung der Adern im Analfeld läßt sofort erkennen, daß diese eine andre physiologische Aufgabe zu erfüllen haben, als die Adern des Costalfeldes. Sie liegen weit auseinander und stoßen erst ganz nahe an der Wurzel zusammen. Dort verschmelzen die beiden Cubitaladern durch eine stärker chitinisierte Stelle der Flügelmembran, während sich die Analis ein wenig verbreitert. Dazwischen verläuft eine Falte, die beim Zurücknehmen des Flügels eine Rolle spielt. Ich nenne sie Cubitalfalte, Textfig. 15 *CuF*. Die Adern sind lediglich Spangen, um die schlaffe Flügelmembran ausgebreitet zu erhalten und ihr eine gewisse Geschmeidigkeit bei den Bewegungen zu verleihen. Alle drei enden an der Wurzel quer abgestutzt und stoßen dort unter Vermittlung der Axillarmembran an den Analpfeiler (Taf. XI, Fig. 7 *Apf*), von AMANS Terminal genannt. Er ist ein kräftiges Chitinstück, das medial einen Dorn trägt. Der Pfeiler stützt die anale Flügelhälfte, indem er sich in verschiedenen Flugphasen unter die Aderenden aufrichtet; seine mediale Seite gelenkt vorn mit den

Chitinspangen der Media und hinten mit dem Scutalgesimse. Da dieses viel tiefer als die Enden der Adern liegt, so steigt der Analpfeiler beim vorgenommenen Flügel nach vorn oben und außen. Sein Sporn wird als Stützpunkt beim Umlegen verwendet und steht auf einem kleinen Plättchen, der Insertionsstelle der Flexores alae 1, 2 und 3.

Der Analpfeiler geht mit keinem der Nachbarteile eine innige Verbindung ein, denn sowohl an seiner medialen als an der distalen Kante verläuft eine Falte, die Terminal- und Analfalte (Textfig. 15). Beide ziehen zum Schnappgelenk des Sigmoides. Die hintere Partie des Analpfeilers schimmert auf der Unterseite der Flügelmembran als ovale Verdickung durch. An sein vorderes Ende stößt ein Chitinfeld, auf das die untere Apophyse drückt, wenn der Flügel zurückgenommen wird (Taf. XI, Fig. 10).

Costal- und Analfeld unterscheiden sich nach den vorhergehenden Erörterungen in verschiedenen prinzipiellen Merkmalen. Der Klarheit und Übersicht halber lasse ich eine Tabelle über ihre wichtigsten Charakteristica folgen.

A. Costalfeld.

1. Die Adern sind stark chitinisiert (am kräftigsten der Radius).
2. Sie liegen an der Wurzel dachziegelig übereinander.
3. Dadurch erzeugen sie mit der Membran beim Senken des Flügels eine steife Fläche, die als kräftiges Luftruder wirkt.
4. Die Adern sind gegeneinander jalousieartig drehbar.
5. Sie schließen und öffnen die querläufige Falte.
6. Das Costalfeld liegt mit der Spitze dem Thorx an.
7. Die Adern stehen durch ein Schnappgelenk eng mit dem Sigmoïd in Verbindung.
8. Durch Sigmoid und Pleuralgelenkkopf wird eine enge Beziehung zum motorischen Apparat hergestellt.
9. Daher wirkt auf das Costalfeld die gesamte indirekte Muskulatur.

B. Analfeld.

1. Die Adern sind schwache Leisten.
2. Sie liegen an der Wurzel nebeneinander.
3. Sie versteifen die Fläche des Feldes, um sie ausgebreitet zu halten.
4. Das Analfeld liegt mit einer Seite dem Thorax an.
5. Die Adern sind an der Wurzel quer abgeschnitten.
6. Die Verbindung mit der Wurzel und dem Segment wird durch eine Membran bewerkstelligt, ist also sehr locker.
7. Das Tergum kann keinen direkten Einfluß auf das Feld ausüben.
8. Das Analfeld wird vom Vorderfeld bei allen Bewegungen mitgezogen.

Die Existenz der Membranfalte bringt dem Flügel bei seinen komplizierten Vertikal- und Drehbewegungen bedeutende Vorteile. Jede Lageveränderung des Costalfeldes wird in schwächerem Maße auf das Analfeld übertragen, so daß dieses ganz ähnliche Bewegungen ausführt wie das Costalfeld. Natürlich verringert sich der Einfluß mit zunehmender Entfernung von der Falte zum Hinterrand, der infolge seiner Elastizität sich den Luftströmungen vorzüglich anschmiegt, die vom Costalfeld erzeugt werden und nach hinten abfließen. Trotzdem ist der Zusammenhang mit dem Costalfeld doch stark genug, um zu verhindern, daß das Analfeld schädliche Eigenbewegungen ausführt. Anderseits wird das Costalfeld vom Analfeld in seiner Bewegungsfreiheit nicht gestört, da der Zusammenhang der beiden nicht so eng ist, wie wenn die Falte durch eine Membran von derselben Elastizität wie die übrige Flügelfläche ersetzt wäre.

Die Zerlegung der Flügelfläche in zwei Felder durch die Membranfalte habe ich 1909 (Stellwaag 34) beim Flügel der Biene festgestellt. Die Falte verläuft dort hinter dem Cubitus (nach der Nomenklatur von Comstock), wendet sich aber nach vorn und zieht unterhalb des mit der Media vereinigten Radius zum Wurzelstift (Sigmoid Amans).

Auch Voss spricht in Anlehnung an Amans von einem Costal- und Analfeld bei *Gryllus domesticus*:

»Da es von morphologischer und mechanischer Bedeutung nicht nur für Orthopteren, sondern ganz allgemein für sämtliche 'abgeleiteten' Insektentypen ist, die vier ersten Felder (Costal-, Radial-, Medial- und Cubitalfeld) als eine Einheit dem Analfeld, Analfächer, gegenüberzustellen, . . . und da die Costalader von großer mechanischer Bedeutung für den ersten Flügelabschnitt und auch hauptsächlich an der Bildung des Gelenkes beteiligt ist, so seien die genannten vier Felder als Costalfeld, Vorderfeld, Schulterfeld im weiteren Sinne zusammengefaßt.«

Das Costalfeld entspricht hier dem Gebiete der Adern I—VIII d. h. dem Gebiete von Costa, Subcosta, Radius, Media, Submedia, Cubitus und Subcubitus. Letzterer bildet die tiefe Falte, die in der Wurzel unter dem Radius bis zum Mittelgelenkstück läuft. Die Costalfelder sind in den drei Fällen analog, trotzdem die Falte an verschiedenen Stellen liegt, weil sie von der indirekten Muskulatur durch das Tergum unter Vermittlung des Sigmoides bewegt werden. Die Falte wird eben dorthin verlegt, wo sie aus physiologisch mechanischen Gründen benötigt wird.

Aus der Tatsache, daß der Radius beim Vorziehen sich auf die Media rollt, und daß das Analfeld vom Costalfeld bei den Bewegungen

mitgezogen wird, erklärt sich die schraubenförmige Gestalt des Flügels, die schon PETTIGREW (27) aufgefallen ist. Niemals findet man einen vollkommen eben ausgebreiteten Flügel. Wird der Flügel aus der Ruhelage in die Flugstellung gebracht, so wird er durch die Adern des Vorderrandes vorgezogen, die durch ihre Drehung gegen die Media einen kräftigen Zug nach vorn auf die Fläche ausüben. Der Zug, der für die medialen Zweidrittel des Flügels genügt, ist aber zu stark für die Spitze, die einen Ausweg nach aufwärts sucht, der ihr durch die Neigung der Scharniergelenkachse im Radius gewiesen wird. Daher biegt sich der apikale Teil des Flügels nach vorn oben. Ihm entgegengesetzt biegt sich der Hinterrand des Flügels nach hinten oben, da sich der Analpfeiler unter die Adern des Analfeldes stellt. Die Kombination der beiden Wirkungen auf die Flügelfläche ergibt als Resultat, daß die Flügel »um sich selbst gewunden« sind und, daß »ihre freien Ränder jene schönen Kurven bilden, welche so mächtig auf die Luft wirken«. Es ist das ein neuer Beweis gegen die Theorie von MAREY, nach der alle Lageveränderungen und Wölbungen des Flügels nur auf die Wirkungen des Luftwiderstandes zurückzuführen seien.

Das vorliegende Kapitel hat gezeigt, daß Elytren und Hinterflügel ganz verschiedene morphologische Eigenschaften in ihrer Fläche, wie in der Ausbildung der Wurzelelemente aufweisen und daß sie daher verschiedene Voraussetzungen für ihre mechanischen Leistungen besitzen. Ich fasse zum Schluß des Kapitels ihre diesbezüglichen Unterschiede und Ähnlichkeiten übersichtlich zusammen.

A. Unterschiede.

	Deckflügel.	Hinterflügel.
1.	Steif und hart.	Elastisch.
2.	Einheitliche Platte von annähernd gleichmäßiger Dicke.	Platte von abwechselnder Dicke (Membran u. Adern).
3.	Die Fläche kann nicht gefaltet werden der Länge und Quere nach.	Wird gefaltet.
4.	Wurzel kurz, daher schmale Verbindung mit dem Tergum.	Lange Wurzel. Lange Verbindung mit dem Tergum.
5.	Entfernung der Wurzel von der Sagittalebene gering.	Entfernung weit.
6.	Die Form der Deckflügel ist den Nachbarteilen angepaßt.	Nicht angepaßt.
7.	Beschränkte Beweglichkeit.	Viele Freiheitsgrade des Gelenkekomplexes.

	Deckflügel.	Hinterflügel.
8.	Achselstück I kann sich nur in bestimmter Richtung auf dem Elytrenpostament neigen.	Sigmoid gleitet über den Pleuralgelenkkopf.
9.	Sperrhöcker starr und unbeweglich. An ihm inseriert kein Muskel.	Beweglich und mit einem kräftigen Muskel verbunden.
10.	Der laterale Elytrenrand wird von der Zunge des Episternum überdeckt.	Hinterflügel steht hoch auf dem Pleuralgelenkkopf.

B. Ähnlichkeiten.

1. Zerlegung der Wurzel in Elemente.
2. Faltbarkeit der Wurzel.
3. Drei Apophysen stehen am Vorderrand, eine vordere, eine hintere, eine untere.
4. Die hintere Apophyse bildet mit einem Achselstück (Achselstück I im Deckflügel, Sigmoid am Hinterflügel) ein Gesperre, um die Flügel in der Fluglage zu halten.
5. Die untere Apophyse steht in der Ruhe hinter dem Sperrhöcker und wird dadurch in ihrer Lage fixiert.
6. Der Wurzelpfeiler der Elytren ist analog dem der Hinterflügel.
7. Die Bewegung der Flügel erfolgt durch Druck des Tergum auf ein Achselstück und durch Gegendruck eines Chitinfortsatzes des Pleuron (Elytrenpostament — Pleuralgelenkkopf).

Die Flug-Muskulatur und ihre Wirkungsweise.

Die Kenntnis der morphologischen Charaktere des Thorax bildet die notwendige Vorbedingung für die Untersuchung der Muskeln. Höchst selten kann man bei Insekten einen Muskel während seiner Funktion direkt beobachten; man ist meist gezwungen, aus seiner Ansatzstelle, seiner Richtung und seinem Ursprung Schlüsse auf seine Leistung zu ziehen. Um möglichst exakte Resultate zu bekommen, habe ich daher neben der Sektion die Schnittmethode angewandt, nachdem mir älteres Puppenmaterial in genügender Menge vom Maikäfer, Rosenkäfer und andern Lamellicorniern zur Verfügung stand.

Über die Muskulatur der Käfer sind bisher mehrere Abhandlungen erschienen, aber die gründliche Untersuchung von Strauss (37) am Maikäfer blieb bisher unübertroffen. Zwar hat 1910 Bauer (5) die Muskulatur von *Dytiscus* klarzustellen versucht, allein der wissenschaft-

liche Wert der Arbeit wird wenigstens für den Flugapparat bedeutend abgeschwächt, da er die erforderlichen Details ungenügend berücksichtigte. Gerade die Wirkungsweise der direkten Muskeln kann man ohne genaue Kenntnis der Elemente der Flügelwurzel gar nicht ergründen. Daher wurde er zu verkehrten Vorstellungen über die Funktion, zu falschen Identifizierungen und zu zahllosen Unklarheiten geführt, abgesehen davon, daß es ihm nicht möglich war, die Angaben in der Literatur kritisch zu bewerten[1]. (Eine gründliche Nachprüfung der Untersuchung behalte ich mir vor.) Da außerdem *Dytiscus* in der Existenz mancher kleinen Muskeln von den Lamellicorniern abweicht, kommt für die vorliegende Untersuchung vor allem STRAUSS in Betracht. Er gab von jedem Muskel eine vollständige und klare Diagnose, wie keiner der späteren Autoren. Bezüglich des Zusammenwirkens der Muskulatur für die Bewegung des Flugapparates habe ich allerdings eine andre Auffassung gewonnen.

Flug-Muskulatur des Mesothorax.

Beim Maikäfer stellte ich im Mesothorax folgende Muskeln fest:

A. Indirekte Muskeln.

Musculus levator Elytri (Abbaisseur de l'Ecusson STRAUSS, Sternali dorsal anterieur AMANS, M. levator Elytrae BAUER); Taf. XIV, Fig. 52, 53, 54 *LE*. Taf. XII, Fig. 21—27 blau.

Inseriert vor der Elytrenwurzel nahe am Vorderhorn des Schildchens und zieht zur Transversalapophyse des Episternum. Er senkt das Vorderhorn des Schildchens und hebt dadurch den Deckflügel.

Musculus retractor Mesonoti (Rétracteur de l'Ecusson STRAUSS, M. dorsal AMANS, Musculus mesonoti BAUER); Taf. XIV, Fig. 52 und 53 *Re*. Taf. XII, Fig. 23—35 grün.

Inseriert am Vorderrande des Schildchens und zieht nach rückwärts zum Praephragma des Metathorax. Er zieht das Schildchen nach hinten und senkt es, so daß es sich mit den Hinterhörnern auf dem Mesothorax bewegt.

[1] Das erste ist z. B. der Fall beim Musculus mesonoti (superior et inferior), beim Musculus extensor alae anterior, von dem BAUER behauptet, er stehe direkt mit der ersten Flügelrippe in Verbindung, so daß der Flügelschlag nach vorn und oben zustande kommt, das zweite beim Musculus levator elytri, den er mit dem Adductor elytri zu identifizieren versucht, obwohl ihn STRAUSS klar und deutlich als abbaisseur de l'écusson bezeichnet hat. Außerdem spricht er ganz unbestimmt von »einem Chitinfortsatz des Mesothorax«, von »einem Gelenkfortsatz des Mesothorax«, von »einem Gelenkfortsatz der Elytre«, von »einem Chitinfortsatz des Flügelgelenkes«; der Musculus relaxator extensoris entspringt »an den Chitinplatten« am Flügelgrunde.

Musculus adductor praephragmatos metathoracis (Abaisseur du diaphragme STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 52, 53 *Ad P.* Taf. XII lila.

Beginnt am mittleren Teil des Praephragma des Schildchens und inseriert mit einer Sehne zum Teil an den Hinterhörnern des Schildchens, zum Teil am Praephragma des Metathorax. Durch seine Kontraktion wird das Praephragma nach einwärts gezogen und gewissermaßen seitlich komprimiert, so daß der Wurzelpfeiler aus der Rinne des Hinterhornes befreit wird.

B. Direkte Muskeln.

Adductor Elytri I und II (Taf. XIV, Fig. 52, 53, 54 *Ad.E I* und *II*) (Adducteur de l'Elytre, STRAUSS, Muscle du tampon AMANS). Taf. XII, gelb und weiß.

Nr. I. Setzt an der Transversalapophyse des Episternum an und inseriert mit einer Sehne am Pfeiler und zwar an der dem Schildchen benachbarten Kante.

Nr. II. Beginnt am vorderen Umschlagsrand des Episternum und inseriert ebenfalls am Pfeiler.

Sie legen den Wurzelpfeiler nach innen und unten um und drehen dadurch die Elytren nach innen.

Extensor Elytri anterior (l'extenseur de l'élytre STRAUSS, préaxillaire AMANS, Musculus flexor coxae mesothoracis = indirekter Muskel BAUER); Taf. XIV, Fig. 52 *Ex.a*; Taf. XIV. Taf. XII rot.

Inseriert an zwei Stellen: 1. am Vorderrande der Mittelcoxa, 2. am unteren inneren Sporn des Vorachselstückes.

Er dreht das Vorachselstück nach innen, indem er es zu gleicher Zeit herunterzieht und hebt dadurch den Deckflügel.

Extensor Elytri posterior (Fléchisseur de l'Elytre STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 54 *Ex p.* Taf. 12 punktiert.

Inseriert mit einer langen Sehne am Außenast des Wurzelpfeilers und zieht zum Oberrand des Epimerons. Er stellt den Wurzelpfeiler auf und beteiligt sich daher an der Rotation der Elytren nach außen.

Die Cetoniinen unterscheiden sich in Bau und Zahl der mesothorakalen Muskeln beträchtlich von *Melolontha*. Meine Schnittserien Taf. XII, Fig. 12—20. zeigen zwar den Retractor und Levator Elytri, sowie den Adductor praephragmatos in gleicher Lagerung, gleicher Ansatz- und Ursprungsstelle wie beim Maikäfer, allein der Retractor erscheint als ein schmales Band im engen Raum des Schildchens und die Masse des Levators und Adductors ist bedeutend geringer. Von den direkten Muskeln ist nur der Extensor Elytri anterior vorhanden.

Zur Bewegung der Elytren vereinigen sich also sieben Paar Muskeln, und zwar vier Paar direkte und drei Paar indirekte Muskeln. Keiner der indirekten Muskeln verbindet das Tergum mit dem Sternum wie im Metathorax. Die direkten Muskeln inserieren teils am Vorderende der Elytrenwurzel (Extensor Elytri anterior), teils am hinteren Abschnitt (zwei Adductores Elytri und Extensor Elytri posterior). Die beiden Chitinverdickungen des ersten und zweiten Achselstückes werden daher nur mittelbar durch die direkten Elytrenmuskeln bewegt.

Wie oben (S. 383) erwähnt, liegen Vorder- und Hinterrand der Elytrenachsel in der Ruhe aufeinander wie die Flächen eines gefalteten Papierstückes. Um die Elytren aus dieser Lage zu heben, wirken zweierlei Bewegungen zusammen, eine Drehung in horizontaler Richtung und eine Hebung. Beide erzeugen als Resultante die Bewegung der Elytren schief nach oben und außen.

Die Drehung wird ermöglicht durch die innige Verbindung von Achselstück 1 mit dem Schildchen und dem Elytrenpostament. Die in der Stellung des Achselstückes 1 gegebene Achse bleibt in ihrer Lage unbeweglich, wenn der Deckflügel einen horizontalen Halbkreis beschreibt. Da er aber zwischen Pleuron und Tergum eingeschoben ist und das Tergum durch den Zug seiner Muskeln zunächst nach vorn und dann nach hinten unten gedrückt wird, so muß sie sich ebenfalls zunächst nach vorwärts neigen, um bei starker Muskelkontraktion nach innen unten umgelegt zu werden.

Man kann diese Bewegungen durch einen entsprechenden Druck auf das Schildchen nachahmen und dadurch die Elytren hochstellen, wenn man sie vorher aus ihrer Umgebung frei gemacht und nach vorwärts gedreht hat.

Die künstlich hervorgerufene Bewegung der Elytren entspricht den natürlichen Verhältnissen. Demnach kann man vier Bewegungsphasen unterscheiden:

1. Lockerung der Elytren.
2. Drehung der Elytren nach vorn.
3. Hebung der Elytren.
4. Zurücknehmen der Elytren.

1. Lockerung der Elytren.

Im Ruhezustand ist die Achsel vollkommen gefaltet. Das Achselstück III schmiegt sich mehr oder weniger quer geneigt in die Rinne des Hinterhornes. Achselfeld und Apophysen liegen horizontal, die ventrale Apophyse stößt an den Sperrhöcker, der Flügel

bedeckt den Körper und ist mit ihm durch zahlreiche Gesperre innig verzahnt. Die Lockerung der Elytren wird eingeleitet durch den Musculus levator Elytri, der einen kräftigen Zug auf die Vorderhörner des Schildchens ausübt. Dieses gelenkt mit Hilfe des Achselstückes I auf dem Episternum und neigt sich nach vorn unten. Dadurch wird der Raum zwischen Meso- und Metatergum erweitert, indem sich die Spitze des Schildchens hebt. Gleichzeitig werden die Hinterhörner gehoben und ziehen ihren Stützpunkt am Präscutum mit in die Höhe. Zugleich nähert der Adductor praephragmatos die Hörner der Medianebene. Seine und des Levators Kontraktion hat also zur Folge, daß die Elytren genügend Platz bekommen, um sich aus ihrem Verschluß mit der Umgebung frei zu machen. Zwar verharrt ihre Fläche vorläufig in ihrer horizontalen Lage, allein die Hebung der Hinterhörner bewirkt, daß die enge Beziehung zwischen diesen und dem Wurzelpfeiler aufgehoben wird, so daß dieses Achselstück sich ungehindert bewegen kann.

2. Drehung der Elytren nach vorn.

Während bisher nur indirekte Muskeln wirksam waren, treten jetzt die direkten Muskeln in Aktion und zwar am vorderen Ende der Achsel der Extensor anterior Elytri und am hinteren Ende der Extensor posterior. Letzterer zieht den Außenast des Achselstücks III nach außen und stellt dieses aus seiner geneigten Lage senkrecht auf, so daß es als kräftiger Pfeiler das Achselfeld stützt. Dabei drückt es auf dessen Unterseite und hebt den medianen Rand der Elytren aus seiner engen Verbindung mit dem Metatergum. Sobald die Elytren aus diesem Gesperre befreit sind, lösen sich ihre verschiedenen andern Gesperre ohne weiteres. Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man die Elytren künstlich heben will. Jeder andre Zug führt zum Mißerfolg oder verletzt sie.

Je mehr die Stellung des Achselstückes III sich der Vertikalen nähert, desto mehr geht der Flügel in die Höhe und die Achselfalte verschwindet. Der Flügel gleitet aus der pleuralen Schiene und schiebt sich auf die obere Kante der Zunge des Episternum. Der Extensor anterior zieht das Vorderachselstück und die drei Apophysen nach unten und innen. Die Achsel rotiert um ihre Mittelachse, und der Flügel gleitet über die Pleuralzunge, bis die Kerbe des ersten Apophysenendes in den Kopf des ersten Achselstückes einschnappt und das Gesperre (s. S. 380) schließt. Dann sind die Elytren in ihrer Lage vollkommen fixiert, auch wenn die Kontraktion der beiden

Extensoren nachläßt. Die Elytren stehen in schiefem Winkel etwas nach hinten außen ab, ihre Fläche neigt sich von vorn unten nach hinten oben. Weiter können die Elytren überhaupt nicht vorgezogen werden. Sie können aber während des Fluges auch nicht etwa durch Wirkung der Flexoren aus ihrem Zwangsverschluß befreit werden, da sie dann dem Luftstrom preisgegeben haltlos hin und her schwanken würden. Das ist einer der Gründe, warum die Elytren nicht als Balanzierorgane verwendet werden können. Da in der Phase der Drehung jeder Flügel von seinen eignen direkten Muskeln bewegt wird, so kann jeder unabhängig vom andern vorgezogen werden. Davon kann man sich leicht am lebenden Tier überzeugen.

3. Hebung der Elytren.

Das Schildchen wird von neuem bewegt, die Musculi levatores Elytri verharren in ihrer Kontraktion und die Retractores mesonoti üben einen kräftigen Zug nach hinten aus, indem sie das Schildchen an das Metatergum heranziehen. Dabei stemmen sich die hinteren Hörner auf das Präscutum: Das Schildchen wird in der Resultante der beiden Bewegungen nach hinten und ein wenig nach unten gezogen, es drückt die Achselstücke I nach innen und unten, und die Elytren steigen in die Höhe. Weil die Retractoren in der Mitte zusammenstoßen, so funktionieren sie vollkommen gemeinsam, sodaß beide Elytren ihre Bewegungen stets gleichmäßig ausführen.

Da das Schildchen durch den kräftigen Zug der Retractoren eng an das Metatergum angeschlossen wird, übertragen sich die vibrierenden Bewegungen der indirekten Muskulatur des Metathorax auf die Elytren und veranlassen sie zum Mitschwingen.

4. Zurücknehmen der Elytren.

Die Senkung der Elytren wird bewerkstelligt durch die Entspannung der Retractoren, so daß die Elytren in die zweite Phase zurückkehren. Weiterhin hört die Kontraktion der beiden Extensoren jeder Seite auf, die zwei Adductoren öffnen das Gesperre dadurch, daß sie die Rotation um das erste Achselstück in die Wege leiten und die Wurzelpfeiler in die Rinne der Hinterhörner zurückbringen. Die Kontraktion der indirekten Retractoren drückt das gehobene Schildchen an das Metatergum heran und veranlaßt die medianen Ränder der Elytren in den Falz des Scutums einzuschnappen und dadurch sämtliche Gesperre der Elytren zu schließen.

Flugmuskulatur des Metathorax.

Wie im Mesothorax die Bewegung der Elytren, so wird im Metathorax die Bewegung der Flügel durch die kombinierte Tätigkeit der direkten und indirekten Muskulatur bewerkstelligt. Allein die von den Muskeln hervorgebrachten Wirkungen unterscheiden sich in beiden Segmenten bedeutend voneinander. Im Mesothorax wirkt die gesamte Muskulatur zusammen, um die Elytren aus ihrer horizontalen Ruhelage nach vorn zu ziehen. aufzurichten und wieder zurückzunehmen. Einmal aufgerichtet wird der Flügel weiterhin in dieser Stellung belassen und nicht aktiv bewegt. Seine Vibrationen sind lediglich sekundärer Natur und durch die Bewegungen der Muskulatur im Metathorax veranlaßt; denn es fehlen Muskeln. die Schildchen und Elytren in vertikale Schwingungen versetzen könnten. Im Metathorax aber erreichen gerade diese das Übergewicht. Als indirekte Muskeln füllen sie in dicken Paketen den größten Teil des geräumigen Segmentes aus. Im Verein mit der direkten Muskulatur ziehen sie den Flügel in die Flugstellung und veranlassen ihn zu energischen Vertikal- und Drehbewegungen. deren rapide Aufeinanderfolge den Käfer in die Luft erhebt und vorwärts treibt.

Für alle Lamellicornier. die ich untersuchte, einschließlich *Cetonia*, stellte ich folgende Muskeln fest:

A. Indirekte Muskeln.

1. Musculus medianus metathoracis.

(Nach Bauer. Abaisseur de l'aile nach Strauss) Taf. XIV, Fig. 55 *Mm*; Taf. XIII orange.

Inseriert als sehr kräftiger Muskel am Praephragma des Metatergum, das er ganz bedeckt. und zieht zum Postphragma. Krümmt das Tergum. indem er es in seiner Mitte hebt und bringt dadurch das Senken des Flügels hervor.

2. Musculus lateralis metathoracis tertius.

(Musculus lateralis metathoracis posterior nach Bauer, Prétracteur de l'aile nach Strauss); Taf. XIV, Fig. 56 *Lm III*; Taf. XIII blau.

Inseriert am lateralen Bezirk des hinteren Drittels des Tergum und zieht zum lateralen Ast des Postphragmas. Er zieht das Tergum nach hinten und ein wenig nach unten, so daß die gleitende Bewegung des Sigmoides auf dem Wurzelpostament unterstützt wird. Er hebt indirekt den Flügel nach oben und hinten.

3. Musculus lateralis metathoracis primus.
(Musculus lateralis metathoracis anterior BAUER, Elevateur antérieur de l'aile STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 55 und 56 *L m I*; Taf. XIII grün.

Inseriert an der lateralen und hinteren Partie des Praescutums und zieht nach hinten und unten zum Entosternum. Drückt auf das Tergum nach hinten und unten. Heber des Flügels. Antagonist des Musculus metathoracis medianus.

4. Musculus lateralis metathoracis secundus.
(Elevateur postérieur de l'aile STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 55 und 56 *L m II*; Taf. XIII, lila.

Inseriert an der lateralen Partie des Tergum und zieht nach hinten unten zum Hinterrand des Sternum, wo er mit einem kleinen Napf nahe der Medianlinie inseriert. In seiner Funktion gleicht er dem vorigen.

5. Musculus flexor coxae metathoracis secundus.
(Le second fléchisseur STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 56 *Fl c II*; Taf. XIII punktiert.

Beginnt hinter Nr. 4 und zieht hinter ihm zur Coxa, wo er mit einer verbreiterten becherartigen Fläche inseriert. Bei fixierter Coxa wirkt er als Heber des Flügels.

B. Direkte Muskeln.

1) Musculus extensor alae anterior.
(Nach BAUER, Extensor ant. de l'aile STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 57 *Eaa*; Taf. XIII rot.

Inseriert am vorderen großen Napf und zieht nach unten und hinten zum Sternum. Durch seine Kontraktion wird die Sehne des Napfes vermöge ihrer Verbindung mit dem Pleuralgelenkkopf spiralig nach innen gedreht. Dadurch wird sein Gesperre mit der unteren Apophyse des Flügels gelöst und der Flügel breitet sich aus.

2. Musculus retractor alae.
(Musculus extensor alae posterior BAUER, Extenseur postérieur de l'aile STRAUSS); Taf. XIV, Fig. 57 *R.a*; Taf. XIII gelb.

Inseriert am hinteren Napf und zieht zur hinteren Coxalfalte der Hüfte, wo er mit Hilfe einer langen Sehne und eines Becherchens entspringt. Da der hintere Napf median vom Achselstück III liegt, so wird dieser durch die Kontraktion median umgelegt, wodurch der Flügel an der Wurzel gefaltet wird[1].

[1] Noch besser wie *Melolontha* oder *Cetonia* zeigt die Insertionsstelle *Dytiscus*

3. Musculus relaxator extensoris.
(Nach Bauer, le Releveur de la grande cupule Strauss); Taf. XIV, Fig. 57 *Re E*; Taf. XIII weiß.

Ein kleiner Muskel, der am großen Napf inseriert und ihn mit dem nahe gelegenen Scutum verbindet. Er zieht schief nach unten und innen. Er dreht die Sehne des Napfes spiralig zurück, nach dem Nachlassen der Kontraktion des M. extensor alae anterior. Er spielt somit eine Rolle beim Zurücknehmen des Flügels.

4. Musculus relaxator alae.
(Nach Bauer, Relaxateur de l'aile Strauss); Taf. XIV, Fig. 57 *Re a*; Taf. XIII weiß.

Er verbindet die Kante des Scutum mit dem Sperrstab des großen Napfes. Seine Wirkung gleicht der des vorigen Muskels.

5. Musculus flexor alae I
(Nach Bauer, Fléchisseur de l'aile Strauss); Taf. XIV, Fig. 57 *Fl I*. Taf. XIII weiß.

Inseriert am medialen Dorn des Analpfeilers und zieht nach vorn zum Pleuralgelenkkopf.

6. Musculus flexor alae II (Taf. XIV, Fig. 57 *Fl II*). Taf. XIII weiß.

Beginnt am Epimeronkamm und inseriert wie Nr. 5.

7. Musculus flexor alae III (Taf. XIV, Fig. 57 *Fl III*, Taf. XIII weiß).

Inseriert ebenfalls wie Nr. 5 und beginnt am Epimeralkamm.

Alle drei Muskeln falten den Flügel. Die Ausbreitung des Hinterflügels kann außer bei *Cetonia* erst dann vor sich gehen, wenn er nach Hochstellung der Elytren für alle Bewegungen den nötigen Spielraum erhalten hat.

Soll der Flügel aus seiner Ruhelage in die Flugstellung gebracht werden, so muß zunächst das Gesperre an der Wurzel geöffnet werden, welches der Sperrhöcker mit der Costa und der unteren Apophyse bildet (Textfig. 10, S. 389). Der Sperrhöcker ist am Pleuralgelenkkopf zwangsläufig beweglich wegen seiner spiralig verlaufenden Anheftungsstelle. Kontrahiert sich der Extensor anterior, so wird der Napf spiralig um den Pleuralgelenkkopf nach einwärts und ein wenig nach

---

wo zwischen ihr und dem Pfeiler eine breite Membran liegt. Diese wird durch die Kontraktion des Muskels nach innen gezogen. Ich kann mir nicht vorstellen, daß dadurch der »durch den Bau des Gelenkes bedingte komplizierte Flügelschlag nach vorn und oben (sic!) bewirkt« werden soll, wie Bauer behauptet.

unten gedreht. Das Ende der Sehne macht den umgekehrten Weg nach außen und gibt den Knopf der unteren Apophyse und mit ihm den Flügel für die folgenden Lageveränderungen frei. Das ist die eine Wirkung des Extensors. Die andre besteht darin, den Flügel nach vorwärts zu bringen, indem der orale Sporn der Apophyse, der vorher im engen Spalt zwischen vorderer und unterer Apophyse gelegen war, bei zunehmender Kontraktion das Ende der Costa nach innen und abwärts zieht. Infolgedessen schiebt sich der Knopf der inneren Apophyse auf den Sperrhöcker, was um so leichter geschehen kann, als dieser sich keilförmig nach hinten zuspitzt. Der Kopf spielt weiterhin die Rolle eines Unterstützungspunktes für einen Hebel mit einem langen und einem unverhältnismäßig kurzen Hebelarm. Die vordere Apophyse (kurzer Arm) wird durch den Druck des Spornes nach hinten und unten gezogen, während der lange Hebelarm der Vorderrandadern einen entsprechenden Ausschlag nach vorn und schwach nach oben macht. Das concave Ende der hinteren Apophyse legt sich in die ihm entsprechende Oberfläche des Sigmoidkopfes, und der Druck des Sigmoidspornes schließt das Gesperre von hinten her vollkommen. Die Vorderrandadern und folglich auch das Costalfeld stehen dann im stumpfen Winkel schief nach hinten außen von der longitudinalen Körperachse ab.

Ehe die hintere Apophyse den Anschluß an das Gesperre erreicht, dreht sich der Radius auf die Media (s. S. 392) und schiebt sich daher schraubenförmig an das Sigmoid. Dadurch wird das querläufige Gelenk geöffnet.

Alle Ausschläge des Flügels werden durch die gesamte indirekte Muskulatur hervorgebracht.

Um den Flügel zu heben, kontrahiert sich der Musculus lateralis metathoracis I, II und III und der zweite Beuger des Hinterbeines. Sie üben auf das Tergum einen energischen Zug nach hinten und unten aus. Das Tergum gibt in gleicher Richtung nach und zwar vorn stärker wie hinten, da es vorn die größere Bewegungsfreiheit besitzt. Seine Verschiebungen übertragen sich unmittelbar auf das Sigmoid, das auf der starken Chitinsäule des Pleuralgelenkkopfes und dadurch auf dem starren Widerlager des Pleuralsternum gelenkt. Das Sigmoid gleitet mit Hilfe seiner rinnenförmigen Kerbe über den Pleuralgelenkkopf weg und erzeugt einen Ausschlag des Flügels nach hinten und oben. Bei extremer Kontraktion der Muskeln drängt sich das Tergum mehr oder weniger zwischen die Pleura, so daß der Sigmoidkopf nach einwärts gedrückt wird. Die ihm angeschlossenen

Vorderrandadern drehen sich dann nach außen, so daß sie bei der Ansicht von vorn ihre Unterseite darbieten (Taf. XIV, Fig. 64).

Die Bewegungen des Costalfeldes üben wenig Einfluß auf das Analfeld aus, da es mit dem motorischen Apparat nur indirekt in Verbindung steht. In der Phase extremer Hochstellung wölbt sich daher die Oberfläche des Flügels concav (Taf. XIV, Fig. 64); denn das Costalfeld ist schief nach vorn innen gerichtet, während sich das Analfeld schief nach außen stellt. Die Falte hinter dem Costalfeld bildet die Kante der Winkelknickung. *Cetonia* zeigt die Wölbung viel deutlicher als die andern Lamellicornier, da das Analfeld an seiner Achsel zum Teil unter den Elytren zurückbehalten wird, während das Costalfeld sich sehr stark nach vorn und innen neigt.

Alle Bewegungen des Hebens kann man durch einen entsprechenden Druck auf das Tergum künstlich hervorrufen.

Die Tiefstellung der Flügel wird einzig und allein durch den paarigen Musculus medianus metathoracis hervorgebracht. Er bringt die vordere Partie des Tergum an das Postphragma heran und wölbt dadurch die elastische mittlere Zone empor. Das Sigmoid schiebt sich zunächst nach vorn außen über den Pleuralgelenkkopf weg und mit zunehmender Wölbung schief nach abwärts. Daher beschreibt der Flügel einen Weg von hinten oben nach vorn unten. Die Vorderrandadern drehen sich dabei um ihre Achse, so daß sie ihre Oberseite nach vorn wenden. Das Costalfeld steht am Ende der Bewegung schräg nach vorn unten, während das Analfeld nur unvollkommen mitgezogen wird, da der Analpfeiler durch seine vertikale Stellung die Analpartie unterstützt. Betrachtet man den Käfer von vorn, so schaut man auf die Oberseite des Costal- und auf einen Teil des mitgezogenen Analfeldes (Taf. XIV, Fig. 66).

Der Ausschlag nach vorn unten erfolgt genau in der Verlängerung des Ausschlages nach hinten oben und zwar in einer Achse, die sehr schief zur Längsachse des Körpers steht. Nach rückwärts wird die Spitze bis in die Gegend der letzten Abdominalsegmente gehoben, nach vorn unten aber neigt sie sich über den Kopf hinaus. Daß der Flügel so weit nach vorn unten ausgreifen kann, verdankt er neben der S. 392 erwähnten Eigentümlichkeit dem Umstande, daß seine Wurzel durch den Pleuralgelenkkopf ein Stück weit über die Pleura emporgehoben ist.

Wenn der Käfer schnell fliegt, kann man beobachten, daß die Flügelspitzen bei extremer Hochstellung sich stärker nähern als bei der extremen Tiefstellung und zwar so stark, wie man es künstlich nicht nachmachen kann. Es bedarf wohl keines Hinweises, daß dabei der Wider-

stand der Luft eine Rolle spielt. Bei allen Bewegungen des Flügels geht der mit der Subcosta vereinigte Radius stets voran und führt nicht nur die Hebung und Senkung, sondern auch die verschiedenen Drehungen zuerst aus. Die Bewegungen übertragen sich unmittelbar auf Media und Costalfeld und erst sekundär auf das Analfeld.

Die kombinierten Vertikal- und Drehbewegungen gleichen im Prinzip denen, die der Flügel der Biene während des Fluges ausführt, obwohl sich die beiden Flugapparate in wesentlichen Punkten ihrer Konstruktion unterscheiden. Denn dort liegt das motorische Centrum hauptsächlich im Mesothorax, weil dem Vorderflügel die meiste Arbeit beim Fluge zufällt. Bei der Biene fällt die pleurale Kante des mächtigen Mesopleurosternums gegen das Metasternum allmählich ab und bildet dadurch einen Buckel, über welchen die Flügelwurzel leicht hingleiten kann. Das Scutum ist eine tief muldenförmig gehöhlte Chitinplatte, welche einen oralen Ausschnitt besitzt, den eine äußerst starke durch ihre tiefschwarze Färbung stets kenntliche Chitinverdickung umrahmt. Diese beiden Scutalhaken umfassen vorn und hinten ein schraubenschlüsselförmiges Stück der Flügelwurzel, den Wurzelstift, dessen Anschluß an die Vorderrandadern der Verbindung des Sigmoides der hinteren Apophyse beim Käfer gleichkommt. Die Hebung des Flügels erfolgt durch Senken des Mesonotums, die Senkung aber durch die Einwirkung des Mesophragmas, dessen laterale Enden sich unter die Flügelwurzel pressen. Ebenso wie beim Käfer reicht die Annäherung der tergalen an die sternalen Partien vollkommen aus, um einen Ausschlag des Flügels nach hinten oben hervorzurufen und ihn gleichzeitig so zu drehen, daß man bei Betrachtung der extremsten Hochstellung ihre Unterseite von vorn überschauen kann. Ebenso genügt die Kontraktion der horizontal verlaufenden indirekten Muskeln, um den Flügel nach vorn und unten zu stoßen und so zu drehen, daß seine Oberfläche schief nach vorn unten geneigt ist und sich dabei convex krümmt.

Die Zurücknahme des Flügels nach Beendigung des Fluges kommt der Umkehr der Flügelbewegung aus der Ruhelage in die Flugstellung gleich und fällt wie diese den direkten Muskeln zu. Vor allem ist dazu notwendig, daß die tonische Kontraktion des Extensor anterior aufhört. Seine Wirkung wird völlig aufgehoben durch den Relevator. Da er den großen Napf mit dem Tergum verbindet und schief nach innen und unten gerichtet ist, dreht er den Sperrhöcker nach außen und läßt das Gesperre frei, wodurch Costa, Subcosta und Radius abdominalwärts zurückgeschoben werden. Die Adern drehen

sich auseinander, wie man eine Jalousie öffnet, das querläufige Gelenk erschlafft, indem die untere Apophyse auf dem Sperrhöcker nach rückwärts gleitet. Gleichzeitig ziehen die drei Flexoren die Achselmembran nach innen und unterstützen die Wirkung des Relevators. Außerdem kontrahiert sich der Retractor alae, der am Ligament des Sperrstabes inseriert und beginnt den aufrecht stehenden Wurzelpfeiler auf das Scutalgesimse umzuklappen. Die kombinierte Wirkung der Muskeln genügt, um den Muskel in die Ruhelage auf das Scutalgesimse zu legen. Es bleibt nur noch übrig, daß der Relevator des Flügels den Sperrstab einwärts dreht und dadurch das Wurzelgesperre vollkommen schließt. Das erschlaffte querläufige Gelenk kann von keinem der erwähnten Muskeln völlig geschlossen werden. Dazu ist notwendig, daß die Elytren auf die Vorderrandadern drücken und den abgeknickten Schenkel unterstützt von den orocaudalen Bewegungen der Abdominalsegmente in den Spalt zwischen Elytren und Abdomen nehmen. Wird der Deckflügel verletzt oder weggenommen, so ist der Käfer nicht mehr imstande, den Flügel richtig zu falten.

Ehe die Lamellicornier sich zum Fluge anschicken, macht der Körper energische Bewegungen in longitudinaler Richtung, wohl um Luft in die Tracheen einzupumpen. Dabei wird der Kopf abwechselnd aus der Concavität des Prothorax herausgezogen oder in ihn zurückgenommen. Der Prothorax, der ursprünglich an seiner hinteren Gelenkhöhle fest an den Mesothorax gedrückt war, so daß sich der vorspringende Rand über die Elytrenachsel schob, biegt sich ventral abwärts, und die Körperachse, die im Ruhezustand eine mehr oder weniger gerade Linie vorstellt, knickt sich nach unten ab (Taf. XIV, Fig. 58). Um den Prothorax möglichst stark neigen zu können, stellt sich der Käfer hoch auf die Mittelbeine, während das Abdomen auf der Unterlage liegen bleibt. Dadurch werden die Elytrenachseln aus ihrem Verschluß mit dem Prothorax vollkommen frei und können ungehindert vorgezogen und in die Höhe gehoben werden. Die Lösung des Verschlusses der Elytren ist natürlich bei *Cetonia* nicht notwendig, weshalb hier der Prothorax immer dicht dem Mesothorax angelagert bleibt.

Kurz ehe der Käfer abfliegen will, wird er außerordentlich unruhig; dann bringt er seine Elytren in die Hochstellung (Taf. XIV, Fig. 59 und 60) und zieht die Hinterflügel horizontal nach vorwärts, um sich alsbald von seinem Unterstützungspunkt zu erheben. Sein Körper wird dabei annähernd vertikal gerichtet. Die Hinterflügel bewegen sich fast in einer horizontalen Ebene, und die Elytren sind schief nach

hinten gerichtet. Das gleiche können wir beobachten, wenn der Käfer sich in langsamem Flug auf einen Ruheplatz niederlassen will, oder wenn er eine Lichtquelle umschwirrt. Wird aber die Geschwindigkeit des Fluges vergrößert, so liegt der Körper fast wagerecht, und zwar um so mehr, je schneller das Tier vorwärts fliegt, d. h. je kräftiger es den Luftwiderstand ausnützt. Die Hinterflügel schwingen in einer schiefen, beinahe vertikalen Ebene, während die Elytren schief nach außen und hinten oben zeigen. Auf meinen photographischen Aufnahmen bemerkte ich außer der eben beschriebenen Erscheinung, daß die meisten Käfer, wenn sie von einer horizontalen Fläche abfliegen, die Flugrichtung vertikal aufwärts, ja sogar schief nach rückwärts und oben bevorzugen.

Die Käfer stellen dem Versuch, die Zahl ihrer Flügelschläge genau festzustellen, beträchtliche Schwierigkeiten entgegen. Man hat bisher drei Methoden ausgearbeitet. MAREY zog einen berußten Papiercylinder an dem schwingenden Flügel vorbei und las aus der Zahl der vom Ruß befreiten Stellen die Zahl der Flügelschläge ab. Diese Methode ist aber bei den Käfern nicht anwendbar, da diese nicht dazu zu bringen sind, die Flügel zu bewegen, wenn sie festgehalten werden. LANDOIS (21) bevorzugte eine zweite Methode. Da fast jedes fliegende Insekt durch seine schnellen Flügelschläge einen bestimmten Ton hervorbringt, so ist ein gutes Ohr imstande, aus der Tonhöhe die Zahl der Schwingungen festzustellen, wenn man für den Pariser Kammerton a′ 435 Schwingungen in der Sekunde annimmt. Eine mit Hilfe diese Verfahrens vorgenommene Schätzung[1] ergab für den Maikäfer den Hauptton a = 217,5 Schwingungen. Man darf also rund 220 Flügelschläge in der Sekunde annehmen. Der Ton war völlig rein und wurde entschieden von den Hinterflügeln hervorgebracht. Sollte ein Brummapparat vorhanden sein, dessen Existenz ich hier nicht berühren will, so ist seine Tonhöhe entweder gleich der Tonhöhe der Flügelschläge, und er bildet dann für die Beurteilung keine Fehlerquelle. Bringt er aber einen andern Ton hervor, so hätte sich dieser dem gutgeschulten Ohr des Beobachters bemerkbar machen müssen. Um die mehr oder weniger subjektive Auffassung der Tonhöhe zu kontrollieren, stellte ich verschiedene Versuche mit der QUINKEschen Röhre an, aber stets mit negativem Erfolg.

Die dritte Methode, die Schwingungszahl der Flügel festzustellen, ist die mechanische von PROCHNOW (29), der aus dem Gewicht des Körpers und der Größe der Flügelfläche auf rechnerischem Wege ans Ziel zu

[1] Die Schätzung verdanke ich Herrn Lehrer HEIDER von Nürnberg.

kommen sucht. Sie ist für unsre Zwecke gar nicht zu gebrauchen, da die Berechnung stets die Kenntnis der Schwingungszahl eines verwandten Vertreters voraussetzt. Von Käfern aber ist bisher noch nichts festgestellt worden.

Bedeutung der Elytren.

Nachdem wir in den vorhergehenden Kapiteln kennen lernten, wie innig die Elytren und ihre Achseln bei den Lamellicorniern durch eine bisher unbeachtete Zahl von Gesperren ihrer Nachbarschaft eingefügt sind, sollen nun die zerstreuten Angaben übersichtlich geordnet werden. Es existieren folgende Gesperre:

1. Dorsale Fläche der Elytrenwurzel . .	Schildchenkulisse.
2. Wurzelpfeiler	Rinne der Hinterhörner des Schildchens.
3. Untere Apophyse	Sperrhöcker der Elytren.
4. Medialer Rand des Achselstabes . . .	Kante des Schildchens.
5. Achselfeld	Kante des Schildchens.
6. Ventraler Rand der Elytrentreppe . .	Scutalbogen.
7. Elytrenfacette	Schildchenspitze.
8. Medianer Rand des linken Deckflügels	Medianer Rand des rechten Deckflügels (Sutura).
9. Sutura	Medianrinne des Scutum.
10. Epipleuron	Pleuraler Bezirk des Stammes.
11. Epipleuron	Schuppe am Episternum des Mesothorax.
12. Epipleuron	Pleurale Rinne am Epimeron und Episternum des Mesothorax.
13. Schulterecke	Vorderende der vereinigten Costa, Subcosta und Radius des Hinterflügels.
14. Lateraler Rand des Achselstabes . . .	Zunge des Episternum des Mesothorax.
15. Beide Elytrenachseln	Concave Gelenkfläche des Prothorax.

Dazu kommt noch ein für den Flug wichtiges Gesperre:

Gelenk der Medialapophyse . . . . . . Ende des Achselstückes I.

Diese Gesperre (mit Ausnahme des letzteren) drücken lediglich

durch ihre Konstruktion die Elytren eng an den Stamm. Ihre Wirkung kann vom Tier gegebenenfalls noch gesteigert werden durch die Kontraktion der beiden Retractores mesonoti (Taf. XIV, Fig. 52 ***RE***), die das Schildchen und die Schildchenspitze fest auf die Elytrenbasis pressen. Durch diese Einrichtungen erhalten die Hinterflügel, die wichtigsten Bewegungsorgane der fliegenden Käfer, den denkbar besten Schutz. Erst sekundär kommt der Vorteil auch dem Abdomen zugute. Denn bei den Histeriden bleiben die letzten Abdominalsegmente frei und bei den Staphyliniden das ganze Abdomen, während in beiden Fällen die Flügel so gefaltet werden, daß sie unter den Elytren Platz finden. Nur wenige Gattungen, z. B. *Molorchus*, *Arthroceras*, *Myodites subdipterus* können sie in der Ruhe nicht falten, so daß sie weit unter den stark verkürzten Flügeldecken hervorragen.

Diese Bedeutung der Elytren für den Käfer ist so augenfällig, daß man keine weiteren Worte zu verlieren braucht. Sie hat die Bezeichnungen Deckflügel, Flügeldecken, Elytren, Coleoptera hervorgerufen. Zum aktiven Flug nach Art der Hinterflügel kann der Vorderflügel niemals tauglich sein (obwohl CHABRIER [11] die Ansicht vertritt, daß die Elytren sich am Flug beteiligen[1]), denn ein wirksamer Flügel muß neben andern Eigenschaften notwendigerweise einen steifen Vorderrand und eine nachgiebige Fläche besitzen, wenn er den Luftwiderstand wirksam ausnützen soll. Außerdem muß er energische und wirksame Schläge und ganz bestimmte Drehbewegungen ausführen. Aber der Deckflügel stellt eine gleichmäßig dicke, unelastische Platte vor, die nur geringe Ausschläge machen kann und vertikal beweglich ist. Kann ihm aber eine Bedeutung als Luftruder nicht zuerkannt werden, so bleibt zunächst nur übrig, ihn als Schutzorgan anzusprechen.

Das ist die durchaus natürliche Überlegung zahlreicher Forscher. So äußert sich STRAUSS-DÜRCKHEIM 1828 (37):

Pendant le vol les élytres n'éprouvent qu'un mouvement de vibration plus ou moins étendu, qui leur est communiqué par les diverses pièces du thorax alors en mouvement; mais ces vibrations sont trop faibles pour influer sur le vol.

---

[1] Der betreffende Satz S. 440 lautet: Quant à leur participation au vol, elle ne peut être douteuse, quoique faible, car l'écusson auquel elles tiennent étant lui même fortement articulé avec les côtes écailleux du cou du dorsum, et étant entrainé dans tous les mouvements de ce dernier (en se haussaut et s'abaissant avec lui), les communique aux parties internes de la base des élytres, qui lui sont attachées, d'où s'ensuit l'abaissement et l'élévation alternatifs des parties externes coïncidant avec les mouvements des ailes.

Der gleichen Meinung ist GIRARD 1862 (16): Aucun doute n'existe sur ce fait que les élytres des Coléoptères ne sont pas des organes de vol. Dans les Cétoines même, ils restent clos pendant le vol, et même un vol assez rapide, s'opère par les vibrations des ailes membraneuses inférieures.

Den Franzosen schließen sich REDTENBACHER (31), HOFFBAUER (17) und zum Teil auch SAJO (33) und verschiedene moderne Lehrbücher an.

Für diese Anschauung sprechen gewichtige Gründe, die sich kurz in vier Punkten zusammenfassen lassen:

1. Nur bei wenigen Arten fehlen die Elytren oder treten als kleine Schüppchen auf. Sonst sind sie immer, wenngleich in wechselnder Größe, vorhanden, und, was besonders wichtig ist, auch dann, wenn die Käfer truncatipenn sind oder der Hinterflügel vollkommen entbehren. Solche Fälle sind recht zahlreich (unter den Cicindeliden, Cantharиden, Tenebrioniden, Curculioniden, Chrysomeliden u. a.). Das klassische Beispiel aber bilden die Carabiden. Wären die Elytren reine Flugorgane, so wären sie für flugunfähige Tiere vollkommen nutzlos. Hier haben sie also ausgesprochen schützende Funktion, die noch dadurch gesteigert wird, daß ihre Nähte sich so fest zusammenschließen, daß eine einheitliche Schale entsteht. Eine Ausnahme davon machen nur wenige Käfer, z. B. *Meloe.*

2. Die große Zahl der Histeriden und Staphyliniden hat vorzüglich fliegende Vertreter, trotzdem die Elytren abgestutzt oder abgekürzt sind.

3. Die Cetoniinen heben ihre Elytren beim Flug überhaupt nicht.

4. Schneidet man die Flügeldecken mehr oder weniger kurz ab, so vermag der Käfer scheinbar unbeschadet zu fliegen.

Somit kommen die Elytren als aktive Flugorgane nicht in Betracht. Doch bleibt die Frage, ob ihnen nicht eine sekundäre Bedeutung für den Flug beizumessen ist. Denn mit Ausnahme der Cetoniinen heben alle Käfer die Elytren vor dem Flug hoch. In dieser Stellung können sie keinesfalles ohne Einfluß auf das fliegende Tier sein, da sie stets einen Luftwiderstand erzeugen. Sie müssen entweder eine schädliche oder eine nützliche Rolle spielen.

SAJO (33) entscheidet sich für den ersten Fall. »Die beim Fliegen ausgespreizten Flügeldecken sind wahrscheinlich die Ursache, weshalb die meisten andern Käfer (als *Cetonia*) minder flink und rasch sich in der Luft bewegen und sich etwas plump gebaren. Ihre Flügeldecken sind ihnen keine Förderer in den Flugbewegungen, sondern eher Hindernisse, mindestens so eine Art Ballast, an den sie sich freilich schon

derart gewöhnt haben, daß ein Abschneiden der Decken sie möglicherweise verwirrt und aus der Flugbahn herauslenkt.«

Die überwiegende Mehrzahl der Autoren aber ist gerade vom Gegenteil überzeugt. Die Elytren sind wichtige Flugwerkzeuge, die entweder als Tragflächen den Flug überhaupt ermöglichen, oder durch ihr Gewicht den Schwerpunkt des fliegenden Käfers beeinflussen. So äußert sich von Ungern-Sternberg (38) im gleichen Sinne wie Pettigrew (27), aber unabhängig von ihm in folgender Weise: Das Fliegen in allmählich aufsteigender oder auch horizontaler Bahn ist vergleichbar dem Sichaufwärtsschieben auf einer schiefen Ebene, die stetig in einer zu ihrer Fläche senkrecht stehenden Richtung sinkt. Hieraus ergibt sich, daß je größer die Bauchfläche des Fliegewesens ist, um so langsamer auch das Sinken desselben in der zu der Bauchfläche senkrecht stehenden Richtung sein muß. Nun ist aber die Bauchfläche derjenigen Insekten, welche mit Deckflügeln versehen sind, rücksichtlich der Schwere ihres Körpers nicht genügend groß, um das richtige Verhältnis zwischen Vorwärtsbewegung in der Richtung der Längsachse des Körpers und dem Sinken in der zur Bauchfläche senkrechten Richtung herzustellen. Dieses wird erst dadurch erreicht, daß durch Auseinanderbreiten der Deckflügel die Grundfläche vergrößert wird. Er fand, daß ein Käfer, dem die Deckflügel abgeschnitten oder gestutzt sind, nicht mehr imstande ist zu fliegen. Offenbar wurde Pütter (30) von den gleichen Erwägungen geleitet wie Sternberg; denn trotzdem Hoffbauer (17) durch seinen Hinweis auf *Cetonia* und die Staphyliniden lebhaft gegen die Tragflächentheorie protestiert hatte, finden wir bei ihm (S. 478) die Einteilung der Flugtiere in Drachenflieger, Schwingenflieger und Schraubenflieger. »Die Drachenflieger haben feststehende Segelflächen und außerdem Flügel, die als Propeller (Treiblinge) dienen; in den Käfern und Heuschrecken sehen wir diesen Typus verwirklicht.«

Durch die Anschauung Pettigrews und Sternbergs wurde der schon 1866 von P. Bert (8) zum erstenmal geäußerte Gedanke verdrängt, daß die Elytren als Organe für die Schwerpunktsverlagerung anzusehen seien. »Ces organes (i. e. les élytres) ne semblent pas prendre une part active à la locomotion aérienne et ne jouent probablement qu'un rôle d'équilibration.« Begründet wurde die Theorie durch Plateau (28), der genaue Messungen des Schwerpunktes bei Insekten ausführte. Er bestimmte den Schwerpunkt zunächst beim Tier in Ruhelage, um dann dessen Verlagerung beim Flug zu untersuchen. Seine Messungen an Käfern führten ihn zu folgender Auffassung:

»On a dit et répété que les élytres des Coléoptères ne sont pas des organes actifs du vol. Je ne reviendrai pas sur les observations et les expériences curieuses que l'on a citées à ce sujet; mais je ferai remarquer que, chez les espèces où les élytres se soulèvent et s'écartent, elles ont pour fonction, concurremment avec les ailes, de changer la situation du centre de gravité et de l'amener dans la position nécessaire à l'équilibre de l'insecte pendant le vol. Elles jouent donc un rôle d'équilibration, ainsi que l'avait déjà supposé M. P. Bert.«

Jousset de Bellesme (6) verwertete 1879 diese Resultate bei der Erörterung der Frage, auf welche Weise die Insekten die Flugrichtung ändern. Andre Ansichten über die Bedeutung der Elytren, die zum Teil sonderbarer Natur sind, übergehe ich. Sie haben den Wert von Behauptungen, da sie nicht begründet werden und sind meist in Unkenntnis der vorhandenen Literatur aufgestellt.

Keine der hier wiedergegebenen extremen Theorien, die während eines Jahrhunderts im bunten Wechsel sich gegenseitig ablösen, vermag bei kritischer Betrachtung zu befriedigen. Zwar ist es ohne Zweifel außerordentlich schwierig, den Wert der Elytren zu berurteilen, allein die Widersprüche sind darauf zurückzuführen, daß die Theorien des wissenschaftlichen Charakters entbehren und daher lediglich als Mutmaßungen gelten können. Es liegen ihnen nur wenige und mangelhaft beobachtete Tatsachen zugrunde, die obendrein zu weitgehenden Schlüssen benutzt wurden. Sonst wäre es nicht gut möglich, daß ein und dasselbe Experiment ganz verschiedene Resultate ergibt. Denn wir lesen, daß ein Käfer mit künstlich beschnittenen Elytren einmal vorzüglich weiterfliegt, das andre Mal sofort zu Boden fällt. Um hier Klarheit zu schaffen, habe ich mehrmals eine Reihe von Versuchen mit männlichen und weiblichen Tieren aufgestellt und immer den gleichen Erfolg erzielt. Ich wählte dazu unter anderen den Maikäfer, der in genügender Menge zur Verfügung steht. Bei der Größe seines Körpers und seiner Elytren läßt sich die Wirkung auf die Luft besser beobachten als an kleinen Formen.

Selbstverständlich darf man nur fluglustige Käfer verwenden und nicht zu lange mit ihnen experimentieren, weil sie bald ermüden.

1. Rechter oder linker Deckflügel zur Hälfte abgeschnitten. Der Käfer fliegt unregelmäßig gaukelnd. Er fällt ab und zu rasch, fängt sich aber bald wieder, um in großen Wendungen aufwärts zu fliegen.

2. Rechter oder linker Deckflügel bis zur Spitze des Schildchens, also etwa bis auf ein Drittel gestutzt. Der Käfer fliegt unbeholfen und schwankend schnell von links nach rechts und kommt langsam vor-

wärts. Mitten im Flug fällt er hart zu Boden. Nach mehrmaligen Versuchen gewinnt er größere Sicherheit. Da Blut aus der Schnittwunde austritt, so liegt der Gedanke nahe, daß die Verletzung den Käfer behindert. Aber der nächste Versuch beweist, daß dies nicht der Fall ist.

3. Der eine Deckflügel wurde am Grund eingeschnitten bis nahe zur Naht. Vorzüglicher normaler Flug.

4. Dem rechten oder linken Deckflügel wurde am Grund ein dreieckiger Zwickel herausgeschnitten. Es ist kein Unterschied gegenüber dem normalen Flug zu bemerken.

5. Der eine Deckflügel wurde mit einem Tropfen Collodium beschwert. Der Käfer erhebt sich unbeholfen und fällt dabei zu Boden.

6. Die beiden Deckfügel werden durch zwei Schnitte der Längsrichtung nach in drei Teile zerlegt. Vorzüglicher und langer Flug.

7. Dem Käfer des vorigen Versuches wird die mittlere Partie jedes Deckflügels entfernt. Der Käfer erhebt sich normal aufwärts, kommt aber nur langsam vorwärts und ermüdet bald.

8. Beide Elytren werden durch einen kurzen Querschnitt am Grunde angeschnitten. Normaler Flug.

9. Jedem Deckflügel wird am Grund ein Zwickel herausgeschnitten. Der Käfer fliegt leicht und sicher.

10. Der Zwickel wird zu einem viereckigen Ausschnitt vergrößert. Es ist kaum ein Unterschied gegen den vorigen Versuch zu bemerken.

11. Vom Hinterrand her noch ein Stück weggenommen. Gleich guter Flug.

12. Der Ausschnitt wird soweit vergrößert, daß das übriggebliebene Stück des Deckflügels die halbe Fläche der normalen hat. Der Flug geht gleichmäßig, aber langsam vor sich. Das Tier lenkt normal.

13. Die Elytren werden beim gleichen Käfer fast vollkommen entfernt. Der Käfer erhebt sich schwankend mit gemäßigter Schnelligkeit. Seine Bewegungen sind durchaus nicht unbeholfen. Die Stellung des Körpers bleibt annähernd senkrecht.

14. Einem unverletzten Käfer werden beide Elytren bis zum Schildchen entfernt. Der Käfer erhebt sich etwas, fällt aber in kurzem Bogen kopfüber zu Boden.

15. Beide Elytren werden an ihrem Ende mit einem Tropfen Collodium beschwert. Der Käfer ist nicht imstande, sich in die Luft zu erheben. Er fällt schwer zu Boden.

Auch ohne Kenntnis der Versuche darf man von vornherein annehmen, daß die Elytrenfläche oder ein Teil davon beim raschen Flug

gewisse Luftströmungen und einen bestimmten Luftwiderstand erzeugen. Diese physikalischen Erscheinungen der Kreis- und Wirbelströme bilden für sich ein schwieriges Problem, dessen Lösung ich dem Physiker überlassen muß. Ich berücksichtige hier die biologische Seite der Frage und werde nur so weit allgemeine Gesetze heranziehen, als sie sich aus dem Gegenstand selbst ergeben oder von ihm gefordert werden. Doch genügen schon die biologischen Beobachtungen und die beim Studium des Flugapparates gewonnenen Kenntnisse, um die bisher gültigen Theorien zu prüfen und zu neuen Schlüssen zu gelangen.

Hätte Ungern-Sternberg sich die Mühe genommen und mehr als einen Versuch angestellt, dann hätte er nie die Behauptung aufstellen können, daß die Elytren als Tragflächen den Flug ermöglichen. Er hätte vor allem beobachten müssen, daß Käfer, die aus irgendeinem Grunde im Fluge innehalten, z. B. wenn sie stark an eine Wand stoßen, trotz der ausgestreckten Elytren wegen ihres bedeutenden Gewichtes schnell und hart zu Boden fallen. Jeder Drachenflieger vermag im Gleitflug niederzugehen. Daß der Käfer zum richtigen Gleitflug unfähig ist, kann man sehr einfach nachweisen, wenn man ein getötetes Tier in die Fluglage bringt und zu Boden fallen läßt. Nur in besonders günstigen Fällen landet das Tier nach einer steilen Fallkurve ein wenig weiter von dem Punkt entfernt, den er beim vertikalen Fall ohne ausgestreckte Flügel erreicht hätte. Das Segelvermögen des Tieres ist eben äußerst gering[1]. Nach Müllenhoff (26) kommt ihm das geringste Segelvermögen $\log \sigma = 0{,}42$ zu. Sollte der Käfer mit Hilfe seiner Elytren nur einen kurzen Gleitflug ausführen können, so wäre unter sonst gleichen Umständen mindestens eine Segelfläche $\log \sigma = 0{,}56$ nötig. Dem entspricht eine vierfach größere Elytrenfläche. Die Theorie Sternbergs aber fordert eine achtfach größere Fläche, also statt 1,8 qcm 14,4 qcm!

Sternbergs Ansicht begründet sich auf ein einziges Experiment, das mit meinem Versuch 14 übereinstimmt. Dagegen beweist mein 13. Versuch, daß die stückweise Verkürzung der Elytren durchaus nicht unbedingt zur Flugunfähigkeit führt, ebensowenig wie die andern Be-

---

[1] Unter Segelfläche versteht man die vom Tier dem Wind dargebotene Fläche F. Das Segelvermögen stellt das Verhältnis des Gewichtes des ganzen Tieres zur Segelfläche dar. Da aber nur $F^{1/2}$ und $P^{1/3}$ vergleichbare Zahlen sind, so lautet das Verhältnis $\sigma = \text{Segelvermögen} = \frac{F^{1/2}}{P^{1/3}}$. Müllenhoff rechnet mit dem Logarithmus, damit Schwankungen um gleiche relative Beträge bei den verschiedensten absoluten Werten als gleich groß dargestellt werden.

schädigungen, die man an einem Drachenflieger niemals vornehmen dürfte. Der Käfer fliegt ohne Elytren nur schwankend und aufrecht, aber durchaus nicht unbeholfen.

Würde der Deckflügel als Drachenfläche dienen, so dürfte sie nicht gleichmäßig dick chitinisiert sein. Im Gegensatz zur steifen Vorderkante, welche die Luft durchschneidet, müßte der Hinterrand membranös und elastisch beschaffen sein, damit hier die Luftströme glatt abfließen können. Endlich spricht gegen STERNBERGS Theorie die Tatsache, daß es den Käfern ohne Mühe möglich ist, gerade nach oben oder rückwärts zu fliegen (s. S. 411).

Ebensowenig begründet scheint mir die von vielen Seiten bedingungslos wiederholte Theorie der Schwerpunktsverlagerung durch das Gewicht der Elytren. PLATEAU, der den Versuch machte, sie eingehend wissenschaftlich zu begründen, benutzte eine Methode, die für seine Zwecke nicht ausreichte. Er bestimmte zunächst den Schwerpunkt bei zurückgelegten Elytren und Hinterflügeln, breitete dann beide aus, gab dem Tier die natürliche Fluglage und legte es auf den Rücken. Dann brachte er die Beine in die richtige Stellung und nahm die neue Messung vor. Seine zahlreichen Beobachtungen beweisen, daß der Schwerpunkt um eine minimale Differenz durch das Gewicht der Elytren und Hinterflügel vorwärts verschoben wird. Auf Grund seiner Zahlen gelangte er zu dem Schluß, daß der Körper des Tieres während der Flugbewegungen ständige Oscillationen durch die Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn und hinten erfährt.

PLATEAU hat damit nichts andres bewiesen, als daß der Käfer bei gehobenen Elytren einen andern Schwerpunkt besitzt als in der Ruhe, die Frage aber, wie der Schwerpunkt sich während des Fluges verändert, erörterte er gar nicht, da er nichts darüber aussagen konnte. Es war ihm auch nicht möglich den Beweis zu führen, daß die Elytren nennenswerte orocaudale Bewegungen machen, denn dabei würden sie die Hinterflügel bei ihren Schlägen stören, oder den Flug ganz beeinträchtigen. Minimale Schwankungen wären trotzdem wohl nicht ausgeschlossen, allein sie würden so geringen Einfluß ausüben, daß dieser reichlich durch Luftströmungen oder Windstöße aufgehoben würde. Aber auch diese Schwankungen des Körpers sind unmöglich, weil die in die Fluglage vorgenommenen Elytren durch das Fluggesperre festgehalten werden, so daß sie in der Richtung der Längsachse des Körpers nicht wesentlich verschoben werden können. Außerdem erfolgt die Hebung beider Elytren indirekt durch das Schildchen vollkommen gleichzeitig und infolgedessen auch vollkommen gleichmäßig.

Die Tabelle von Plateau (28) zeigt die eigentümliche Erscheinung, daß der Schwerpunkt aller von ihm untersuchten Käfer merkwürdig weit hinter der Flügelwurzel liegt, obwohl er sich doch bei andern Fliegern, insbesondere bei den Vögeln, stets zwischen den Flügelachseln oder etwas unterhalb findet, so daß sich der zwischen den Flügeln aufgehängte Körper in stabilem Gleichgewicht befindet. Diese Tatsache schien mir bedeutsam genug, um noch eine Reihe von Messungen bei andern Käfern anzustellen. Ich berücksichtigte dabei insbesondere den Abstand des Schwerpunktes von der Flügelwurzel, d. h. von der Bewegungsachse des Körpers.

	Entfernung des Schwerpunktes vom Abdomen	Entfernung des Schwerpunktes vom vorderen Ende des Sigmoides	Ganze Länge des Tieres	relative Entfernung des Schwerpunktes vom Ende des Sigmoides bezogen auf *Cetonia aurata*
1. *Tropinota hirta*	6 mm	1 mm	11 mm	1,9
2. *Cetonia aurata*	9 »	2 »	20 »	2
3. *Cicindela hybrida*	7 »	2,5 »	15 »	3,5
4. *Geotrupes vernalis*	9 »	3,4 »	18 »	3,8
5. *Leptura maculata*	9 »	3 »	16 »	3,99
6. *Cantharis rufa*	5,2 »	2 »	10 »	4
7. *Clytra laeviuscula*	5,2 »	2 »	10 »	4
8. *Staphylinus globulifer*	11 »	4 »	20 »	4
9. *Geotrupes mutator*	11 »	4,5 »	22 »	4
10. *Rhizotropus solstitiaris*	10 »	3,5 »	17 »	4,1
11. *Hydrophilus piceus*	20 »	9 »	42 »	4,2
12. *Trichius fasciatus*	5 »	3 »	14 »	4,3

Die Prüfung der Zahlen ergibt, daß die Cetoniinen insofern eine Ausnahmestellung einnehmen, als der Schwerpunkt fast mit der Achse durch das Sigmoid jeder Seite zusammenfällt. Es macht ihnen daher keine Schwierigkeiten, durch folgerichtiges Ausnützen der Luftwiderstände während des Fluges den Körper nach vorwärts oder rückwärts zu neigen. Wie sich bei ihnen der Flug abspielt, hat Strauss-Dürkheim auf Grund mathematischer Überlegungen gezeigt. Strauss nahm allerdings für alle Käfer an, daß Schwerpunkt und Bewegungsachse zusammenfallen. Doch tut das für unsern Fall keinen Eintrag; denn er hat bei seinen Berechnungen die Elytren ganz außer acht gelassen.

Um den Vergleich der Abstände zwischen Schwerpunkt und Bewegungsachse zu erleichtern, habe ich sie in einer besonderen Rubrik

auf die Größe von *Cetonia* umgerechnet und wurde überrascht, daß die Entfernung bei kleinen und großen Käfern verschiedener Familien stets um den Mittelwert 4 schwankt, während *Cetonia* mit einem Wert 2 abseits steht.

Wenn der Schwerpunkt weit hinter der Flügelachse liegt, so wird beim Flug das Abdomen abwärts gezogen und der Körper steht mehr oder weniger vertikal. Ich habe oben schon darauf hingewiesen, daß das bei langsamem Flug der Fall ist. Bei schneller Fortbewegung dagegen liegt der Körper annähernd wagrecht. Diese Erscheinung kann ich mir nicht anders erklären, als daß beim raschen Flug die über den Schwerpunkt zurückgreifenden Elytren der Luft einen Teil ihrer Fläche darbieten, so daß der von ihnen erzeugte Luftwiderstand den Körper dreht, und das Abdomen, dessen Fläche die Wirkung unterstützt, gehoben wird. Dabei spielt die Festigkeit des Fluggesperres eine wichtige Rolle. Die Elytren wirken also durch ihre Fläche und die bei schneller Bewegung sekundär erzeugte lebendige Kraft des Luftwiderstandes, nicht durch das in ihnen selbst liegende Gewicht. Ich fasse sie also nicht als Balanzierorgane, sondern als Stabilisierungsflächen auf. Sie gleichen in physikalischer Beziehung jeder Oberflächenvergrößerung des Körpers, jeder von der bewegten Luft angegriffenen Fläche. Ihr spezieller Wert besteht darin, daß die weit hinten wirkende Schwerkraft durch eine entgegengesetzte zweite Kraft equilibriert werden kann.

Die natürlichen Verhältnisse lassen sich durch ein Experiment nachahmen, wenn man einem in der Flugstellung präparierten Tier eine Nadel durch die Flügelwurzeln und quer durch den Körper hindurchführt. Der Käfer hängt an der Achse zunächst vertikal. Erzeugt man aber vor ihm einen Luftstrom von zunehmender Stärke, so dreht er sich in die horizontale Lage.

Meiner Ansicht scheint die Tatsache zu widersprechen, daß die Staphyliniden mit abgekürzten Flügeldecken zum Teil vorzügliche Flieger sind, obwohl die relative Entfernung von Flügelachse und Schwerpunkt ebenfalls 4 mm beträgt. Aber statt einer großen Elytrenfläche besitzen sie einen ungewöhnlich langen und beweglichen Hinterleib, der flugmechanisch die gleiche Wirkung wie die Elytren ausübt; denn er bietet der Luft eine große und lange Fläche dar.

Nun erklärt es sich auch, warum ein Käfer, dem die Elytren nach und nach vorsichtig abgenommen wurden, trotz der angestrengtesten Tätigkeit den Körper nicht mehr in die günstige Fluglage bringen kann: Die Schwerkraft findet kein entsprechendes Gegengewicht.

Schlußbemerkungen.

Am Schlusse meiner Untersuchung fasse ich die Hauptergebnisse kurz zusammen.

Um Einblick in die Mechanik des Flugapparates der Lamellicornier zu gewinnen, war es zunächst notwendig, vom anatomischen Gesichtspunkt aus die mechanischen Elemente und Elementenketten einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Sie ergab neben zahlreichen interessanten Details im Meso- und Metathorax für die Elytren folgende Resultate:

1. Von den von vorn nach hinten an Größe zunehmenden Achselplättchen ist das erste Achselplättchen zwischen Schildchen und Pleurosternum geklemmt, wodurch eine exakte Übertragung der auf das Schildchen wirkenden Muskelkraft gewährleistet wird.

2. Das erste Achselstück bildet die feste Achse, um die sich die benachbarten Stücke rotierend bewegen können, wodurch der Deckflügel in horizontaler Bahn in die Flugstellung gebracht werden kann.

3. Das erste Achselstück ist durch ein Kugelgelenk an das Elytrenpostament angeschlossen. Es kann sich neigen, aber nicht verschieben.

4. Die Elytrenachsel besitzt drei Apophysen; die ventrale liegt in der Ruhe hinter dem Sperrhöcker und wird von ihm festgehalten.

5. Das dritte Achselstück bildet einen festen Pfeiler für den hinteren Rand der Achsel. Er unterstützt die Bewegung der Elytren horizontal nach vorn.

6. Sind die Elytren in die Flugstellung gebracht, so schnappt das erste Achselstück mit seinem Ende in die Gelenkgrube der medialen Apophyse ein und hält dadurch die Elytren in der Fluglage fest.

7. Wird der Deckflügel in die Ruhelage zurückgenommen, so faltet sich die Achsel von vorn nach hinten.

Der Hinterflügel besitzt folgende für seine Mechanik bedeutungsvolle Charakteristika:

1. Wie den Elytren sind ihm drei Apophysen eigentümlich, eine vordere, eine hintere und eine untere.

2. Die untere Apophyse bildet mit dem Sperrhöcker in der Ruhe ein Gesperre.

3. Die hintere Apophyse setzt sich auf das Sigmoid fort. Da beide in der Flugstellung einschnappen, so vermittelt das zwischen Tergum

und Pleuralgelenkkopf geklemmte Sigmoid die Übertragung der tergalen Bewegungen auf den Unterrand des Flügels.

4. Das Sigmoid gleitet mit einer Rinne auf der Unterseite über den Pleuralgelenkkopf während der Flugbewegungen. Der Verlauf der Rinne ermöglicht die verschiedenen Bewegungen des Flügels.

5. Der im Zwischenraum zwischen unterer Apophyse und Costalapophyse gelegene Sperrstab ist beweglich und wird durch Muskeln gedreht, so daß der Flügel aus der Ruhelage in die Flugstellung gebracht wird.

6. Die hintere Partie der Flügelachse wird durch den Analpfeiler gestützt.

7. Eine hinter der Media II verlaufende Falte teilt die Flügelfläche in Costal- und Analfeld.

8. Im Costalfeld liegt der dicke Radius I jalousieartig über der starken Media II.

9. Die Öffnung des querläufigen Gelenkes erfolgt nicht durch Auseinanderweichen der Adern, sondern dadurch, daß der Radius sich auf die Media rollt.

10. Im Analfeld liegen die Adern als schmale Spangen nebeneinander.

11. Cubitus I gelenkt durch einen Zahn auf der Media II.

Die Elytren werden aus der Ruhelage in die Flugstellung durch die vorbereitende Tätigkeit indirekter Muskeln gebracht, die von direkten abgelöst werden und zunächst die Rotation der Elytren horizontal nach vorn hervorrufen. Die Phase endet damit, daß das erste Achselstück das Gesperre mit seiner korrespondierenden Apophyse schließt und die Elytren ohne Muskelzug in ihrer Lage festhält. Durch andre indirekte Muskeln wird der Deckflügel schwach vertikal gehoben und verharrt in dieser Stellung.

Erst nach der Hebung der Elytren wird der Hinterflügel durch den direkten Extensor alae anterior nach vorn gezogen und sein Gesperre in der Ruhelage gelöst. Auch er wird durch ein Schnappgelenk in seiner Lage fixiert, beginnt aber nun seine Hauptleistung, indem er durch Vertikalschläge und Drehbewegungen den Körper vorwärts und aufwärts bewegt. Beide Bewegungsarten werden nur durch indirekte Muskeln hervorgebracht, aus ihrer Flugstellung werden Elytren und Hinterflügel durch direkte Muskeln in die Ruhelage zurückgebracht.

Die Muskulatur im Mesothorax steht mit der des Metathorax in keinem Zusammenhang.

Aus den hier angeführten Tatsachen geht hervor, daß Vorder- und Hinterflügel weitgehende Homologien und Analogien zeigen. Die spezielle Ausbildung des Vorderflügels gegenüber dem Hinterflügel gründet sich darauf, daß der Sperrhöcker unbeweglich ist und keine Insertionsstelle für Muskeln bietet. Infolgedessen müssen die Elytren durch andre direkte Muskeln in die Fluglage gebracht werden. Der Bau der Elytrenachsel verhindert die Elytren wirksame Ausschläge zu machen.

In der Ruhelage bestehen zwischen den Elytren und ihrer Nachbarschaft zahlreiche Gesperre. Daraus folgt, daß die Elytren die unter ihnen liegenden Teile, besonders aber die Hinterflügel, in denkbar bester Weise schützen. Ihre Bedeutung für den Flug suche ich entgegen den bisherigen Auffassungen in der Tatsache, daß sie als Stabilisierungsflächen einen ausgiebigen Luftwiderstand erzeugen, der den Körper aus der mehr vertikalen Lage in eine horizontale bringt.

Unter den Lamellicorniern sind die Cetoniinen dadurch ausgezeichnet, daß sie beim Flug ihre Elytren nur wenig heben können. Eine ovale Kerbe am vorderen Teil des Epipleuron ermöglicht es dem Hinterflügel, ungehindert die für einen sicheren Flug notwendigen Bewegungen zu machen. In Korrelation damit stehen folgende Eigenschaften:

1. Das mesothoracale Epimeron buchtet sich weit nach oben aus und überwölbt die Elytrenkante.

2. Infolgedessen ist der Falz des Epimerons sehr tief.

3. Die Achselplättchen haben keine scharfen Formen, da die Achsel nur schwach chitinisiert ist. Sie sind klein und auf einen engen Raum zusammengedrängt.

4. Das Schildchen liegt nicht über dem medialen Rand der Elytren, sondern besitzt eine Nutrinne, in welche die Elytrenkante eingreift. Ihr unterer Rand greift unter die Rinne zu einem Gesperre.

5. Der Hinterflügel ist an der Basis sagittal eingeengt, so daß Costa, Subcosta und Radius concav gekrümmt sind.

6. Von den mesothoracalen Flugmuskeln existieren statt sieben nur vier Paare.

7. Der Prothorax ist stets eng an den Mesothorax gedrückt.

8) Trotzdem sind die Cetoniinen gewandte Flieger, weil ihr Schwerpunkt nur wenig hinter der durch das Ende des Sigmoides jeder Seite gelegten Achse liegt.

Bei der Abfassung der vorliegenden Studie hat mir Herr Professor Dr. A. Fleischmann wertvolle Ratschläge gegeben, und ich möchte

nicht schließen, ohne ihm meinen herzlichen Dank ausgesprochen zu haben. Ebenso danke ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. E. WIEDEMANN, Direktor des physikalischen Instituts zu Erlangen und seinem Assistenten Herrn Privatdozent Dr. WÜRSCHMIDT für zahlreiche Anregungen.

Erlangen, 1. August 1913.

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. AMANS, Essai sur le vol des Insectes. Revue des scienc. nat. Montp. Paris. Tome II, 1883. Tome III, 1884.
2. — Referat von Nr. 1.
3. — Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Annal. des scienc. nat. Zool. VI. série. Tome XIX. 1885.
4. I. V. AUDOUIN, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux arti. culés et celui des insectes hexapodes en particulier. Annales des scienc- nat. Tome I. 1824. (Ferner auch 1825, 1828.)
5. BAUER, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. S. 594—646. 1910.
6. M. JOUSSET DE BELLESME, Sur une fonction de direction dans le vol des insectes. Comptes rendus de l'Académie des sciences. T. LXXXIX. Paris 1879b.
7. A. BERLESE, Gli Insetti. Loro organizzazione sviluppo abitudini e rapporti coll uomo. Volume primo. Milano 1909.
8. PAUL BERT, Notes diverses sur la locomotion chez plusieurs espèces animales. Mémoires de la société des Sciences physiques et naturelles 1866. T. IV.
9. R. BREED, The changes, which occur in the muscles of a Beetle, Thymallus marginicollis Cheor. during metamorphosis. Cambridge, Mass., U. St. A. Bull. of the Mus. of comp. Zoology at Harvard College. Vol. XL. Nr. 7. 1903.
10. H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. 1832.
11. J. CHABRIER, Essai sur le vol des Insectes. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. T. VI, 1820. T. VII, 1821 (Melolontha). T. VIII, 1822. Auszug der drei Bände über den Flug der Insekten. MECKELS Archiv für Naturgeschichte. Bd. VII. S. 588. 1822.
12. G. C. PH. D. CRAMPTON, Ein Beitrag zur Homologie der Thoracal-Sklerite der Insekten. Dissert. Berlin 1908.
13. — A Contribution to the comparative Morphology of the Thoracic Sclerites of Insectes. Proceedings of the Academy of National Sciences of Philadelphia. Vol. LXI. 1909.
14. COMSTOCK and NEEDHAM, The Wings of Insects. Am. Nat. Vol. XXII. and XXIII. 1898/99.
15. LUDWIG GANGLBAUER, Systematisch koleopterolog. Studien. Münchener koleopterologische Zeitschrift. Bd. I. 1902—1903.
16. M. GIRARD, Notes sur diverses expériences à la fonction des ailes chez les Insectes. Annales de la Société entomologique de France. IV. série. Tome II. 1862.

17. HOFFBAUER, Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV.
18. FR. KLEUKER, Über endosk. Bildungen bei Insekten. Dissert. Göttingen. 1883.
19. I. KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1. Auflage. 1893.
20. — Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Coleopteren. Archiv für Naturgeschichte. Beiheft 1901.
21. LANDOIS, Tierstimmen. Freiburg i. Breisgau. 1874.
22. FR. LIEBE, Die Gelenke der Insekten. Programm der kgl. Gymnas. zu Chemnitz. 1. Tafel. 1873.
23. LUKS, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. u. Med. Bd. XVI. 1883.
24. M. E. I. MAREY, Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux. Annales des scienc. nat. 1869. Série 5. Zool. Tome XII.
25. — Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux. Ann. des sc. nat. Série 5. Zool. Tome XV. 1872.
26. MÜLLENHOFF, Die Größe der Flugflächen. Archiv für Physiologie v. PFLÜGER. Bd. XXXV. 1885.
27. BELL PETTIGREW, Die Ortsbewegung der Tiere. Leipzig 1875. Internat. wissensch. Bibliothek. Bd. X. 1875.
28. M. F. PLATEAU, Recherches expérimentales sur la position du centre de gravité chez les insectes. Archives des Sciences physiques et naturelles, nouvelle période. Tome quarante-troisième. 1872. Genève.
29. O. PROCHNOW, Die Lautapparate der Insekten. Ein Beitrag zur Zoophysik u. Descendenz-Theorie. Intern. entomol. Zeitschr. 1. Jahrg. 1907.
30. AUGUST PÜTTER, Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
31. REDTENBACHER, Fauna Austriaca. Die Käfer. Bd. I. 1849.
32. REULEAUX, Lehrbuch der theor. Kinematik. Bd. I, II. 1875 u. 1900.
33. KARL SAJO, Der Käferflug. Prometheus. XII. Jahrg. 1911.
34. FRITZ STELLWAAG, Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
35. CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie. 1913.
36. ROBERT EVANS SNODGRASS, The Thorax of Insects and the Articulation of the Wings. Proceedings of the United States. Nationalmuseum. Vol. XXXVI. 1909.
37. H. STRAUSS-DÜRCKHEIM, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris-Straßbourg-Bruxelles. 1828.
38. VON UNGERN STERNBERG, Betracht. über die Gesetze des Fluges. Naturw. Wochenschrift Bd. IV. S. 158. 1889.
39. VOSS, Über den Thorax von Gryllus dom. 1—4. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVIII. 1905.
40. VOSS, Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. Verhandl. der deutschen zool. Gesellschaft auf der 23. Jahresversammlung 1913.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenerklärungen:

A, Achselfeld;
AchI, II, erstes und zweites Achselstück der Elytrenachsel;
Ad.E.I, II, erster und zweiter Adductor Elytri;
Ad.P., Adductor praephragmatos metathoracis;
AF., Analfalte des Hinterflügels;
An, Analis;
Apf, Analpfeiler des Hinterflügels;
Apl, laterale Apophyse der Elytrenachsel;
Apm, mediale Apophyse der Elytrenachsel;
Apo, obere Apophyse des Hinterflügels;
Apu, untere Apophyse des Hinterflügels;
Apv, ventrale Apophyse der Elytrenachsel;
B_1, B_2, erster und zweiter Becher;
CII und *III*, Coxa des II. und III. Thoracalsegmentes;
Co, Costa;
Cu_1, Cu_2, Cubitus 1 und 2;
*Cu*F, Cubitalfalte;
Eaa, Extensor alae anterior;
Eap, Extensor alae posterior;
El, Deckflügel;
Em, Epimeron;
En, Entosternum;
Ep, Elytrenpostament;
Ep.k, Epimeralkamm;
Epp, Epipleuron;
Es, Episternum;
Esk, Episternalkamm;
Exa, Extensor elytri anterior;
Exp, Extensor elytri posterior;
F, Falz des mesothoracalen Pleurosternum und des metathoracalen Episternum zur Aufnahme der Elytrenkante;
Fa, Facette der Elytre;
Fl I, II, III, Flexor alae I, II, III;
FlcII, Flexor coxae metathoracis II;
FG, Flügelgesimse;
G, Gelenkkonus des Stammes;
HH, Hinterhorn des Schildchens;
HFl, Hinterflügel;
i, Intersegmentalmembran;
K, Kopf;
L, Lateralmembran;
LE, Musculus levator elytrae;
LmI, II, III, Musculus lateralis metathoracis primus, secundus, tertius;
M_1, M_2, Media 1 und 2;
Mh, Membranfalte des Hinterflügels;
Mm, Musculus metathoracis medianus;
Mh, mediane Rinne des metathoracalen Tergum;
Ms, Mesothorax;
Mt, Metathorax;
P, Prothorax;
Pf, Wurzelpfeiler der Elytren;
Pl, Pleuron;
Plk, Pleuralgelenkkopf des Metathorax,
Pll, Pleuralleiste;
Po, Postphragma;
Pr, Praephragma;
Pr. Sc, Praescutum;
R_1, R_2, Radius 1, Radius 2.;
Re, Musculus retractor mesonoti;
Rea, Musculus relaxator alae;
ReE, Musculus relaxator extensoris;
Sc, Scutum;
Scb, Scutalbogen des Metatergum;
Scc, Schildchenkulisse;
Sch, Schuppe des metathoracalen Episternum;
SchE, Schulterecke;
SCo, Subcosta;
Sct, Scutellum;
Scw, Scutalwulst;
Si, Sigmoid;
Sm, Stamm;
Sp, Sperrsäule der Elytren;
SpE, Sperrhöcker der Elytren;

Sph, Sperrhöcker der Sperrsäule;
St, Sternum;
Su, Sutura;
T, Tergum;
Ta, Transversalapophyse im Mesothorax;
TF, Terminalfalte;
V, Vorachselstück der Elytren;
x, Chitinfeldchen im metathoracalen Präscutum;
Z, Zunge des mesothoracalen Episternum.

Tafel XI.

Fig. 1. *Lucanus cervus* L. ♂ vom Rücken gesehen in natürlicher Größe.

Fig. 2. Der Stamm von *Lucanus* in der Lateralansicht von links. ×2.

Fig. 3. Der linke Mesothorax von *Lucanus* in der Lateralansicht von außen. ×5.

Fig. 4. Der rechte Mesothorax von *Lucanus* von innen gesehen. ×5.

Fig. 5. Der linke Metathorax von *Lucanus* in der Lateralansicht von außen. ×5.

Fig. 6. Der rechte Metathorax von *Lucanus* in der Lateralansicht von innen. ×5.

Fig. 7. Aufsicht auf die tergale Partie des Metathorax von *Lucanus* und die Wurzel des linken Hinterflügels. ×5.

Fig. 8. Aufsicht auf die dorsale Platte des linken Deckflügels und ihrer Achsel von *Lucanus*. ×5.

Fig. 9. Aufsicht auf die ventrale Platte des rechten Deckflügels und ihrer Achsel von *Lucanus*. ×5.

Fig. 10. Aufsicht auf die ventrale Fläche des linken Hinterflügels von *Lucanus* und auf die Verbindung mit dem Metapleuron. ×5.

Fig. 11. Lateralansicht des in die Ruhelage zurückgelegten Hinterflügels von *Lucanus*. ×5.

Tafel XII.

Fig. 12—20. Ausgewählte Querschnitte durch den Mesothorax einer alten Puppe von *Cetonia aurata*. ×7.

Fig. 21—35. Ausgewählte Querschnitte durch den Mesothorax einer alten Puppe von *Melolontha melolontha*. ×7.

blau: Musculus levator elytri (*LE.*);
gelb: Adductor elytri I (*Ad.E.I*);
grün: Retractor mesonoti (*Re*);
lila: Adductor praephragmatos (*Ad.P.*);
orange: Musculus metathoracis medianus (*Mm*);
rot: Extensor elytri anterior (*Ex.a.*);
weiß: Adductor elytri II (*Ad.E.II*);
punktiert: Extensor elytri posterior (*Ex.p.*).

Tafel XIII.

Fig. 36—51. Ausgewählte Querschnitte durch den Metathorax einer alten Puppe von *Melolontha melolontha*. ×7.

blau: Musculus lateralis metathoracis III (*LmIII*);
gelb: Retractor alae (*R.a.*);
grün: Musculus lateralis metathoracis I (*LmI*);

lila: Musculus lateralis metathoracis II (*LmII*);
orange: Musculus metathoracis medianus (*Mm*);
rot: Extensor alae anterior (*Eaa*);
weiß: Relaxator alae (*Rea*) (Fig. 40, 41 und 42),
Relaxator extensoris (*ReE*) (Fig. 40, 41 und 42),
Musculus flexor alae I, II, III (*Fl I, II, III*), (Fig. 44, 45, 46, 47);
punktiert: Musculus flexor coxae metathoracis II (*FlcII*).

Tafel XIV.

Fig. 52. Innenansicht der rechten Hälfte des Mesothorax von *Melolontha melolontha*. Flugmuskeln. ×7.

Fig. 53. Innenansicht der rechten Hälfte des Mesothorax von *Melolontha melolontha*. Äußere Schicht der Flugmuskeln. ×7.

Fig. 54. Innenansicht des rechten Pleuron von *Melolontha melolontha* mit den direkten Flugmuskeln. ×20.

Fig. 55. Innenansicht des rechten Metathorax von *Melolontha melolontha*. Innere Lage der Flugmuskeln. ×7.

Fig. 56. Innenansicht des rechten Metathorax von *Melolontha melolontha*. Mittlere Lage der Flugmuskeln. ×7.

Fig. 57. Innenansicht des rechten Metathorax von *Melolontha melolontha*. Äußere Lage der Flugmuskeln. ×7.

Fig. 58. *Melolontha melolontha* kurz vor dem Abflug. Die Elytren sind gehoben, die Hinterflügel werden in die Fluglage gebracht. : 2. Aufgenommen mit STEGEMANN-Kamera (ZEISS Tessar 1 : 6,3).

Fig. 59—66. Flugstadien von *Amphimallus solstitialis*. ×1,5. Nach zahlreichen Photographien des fliegenden Käfers mit der STEGEMANN-Kamera wurden einzelne Exemplare künstlich gespannt, indem Flügel und Körper in die den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Stellungen gebracht wurden, und mit Mikroluminar LEITZ 80 mm aufgenommen.

Fig. 59. Die Hinterflügel werden in die Flugstellung gebracht. Lateralansicht.

Fig. 60. Die gleiche Phase in der Dorsalansicht.

Fig. 61. Die Hinterflügel und Elytren in der Flugstellung. Lateralansicht.

Fig. 62. Die gleiche Phase in der Dorsalansicht.

Fig. 63. Die Hinterflügel in extremer Hochstellung. Lateralansicht.

Fig. 64. Die gleiche Phase von vorn.

Fig. 65. Die Hinterflügel in extremer Tiefstellung. Lateralansicht.

Fig. 66. Die gleiche Phase von vorn.

Kreislauf und Herzschlag bei Pyrosoma giganteum nebst Bemerkungen zum Leuchtvermögen.

Von

Fritz Burghause

aus Zerbst i. A.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 5 Figuren, 9 Tabellen im Text und Tafel XV u. XVI.

Inhalt.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. CHUN angefertigt. Die Untersuchungen beziehen sich lediglich auf Anatomie und Physiologie der Blutgefäße und des Herzens, während die Entwicklung des pulsierenden Organs unberücksichtigt bleibt. Die sich anschließenden Angaben über das Leuchtvermögen von *Pyrosoma* konnten wegen Materialmangels sich leider nicht umfangreicher gestalten. Meinem hochverehrten Lehrer sei an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen für das stets entgegengebrachte Wohlwollen und für die trefflichen Ratschläge, mit denen er mir bei den Untersuchungen zur Seite stand.

Ein dreimonatlicher Aufenthalt im Musée Océanographique zu Monaco und folgendes viermonatliches Arbeiten in der russischen zoologischen Station an der Bucht von Villafranca gestatteten mir, Kolonien jeden Alters lebend zu untersuchen, sowie zu histologischen Zwecken hinreichendes Material selbst zu konservieren. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor des Musée Océanographique, Herrn Dr. RICHARD, sowie dem Leiter des Laboratoire Russe, Herrn Professor von DAVIDOFF aufrichtig zu danken für den überlassenen Arbeitsplatz, für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, und für ihre Bemühungen um das oft schwierige Beschaffen von ganz jungen Kolonien, welche nur mit dem Vertikalnetz aus größeren Tiefen zu erhalten sind.

Gute Resultate zeitigte besonders Konservierung mit Sublimat-

Essigsäure-Gemischen mit folgendem langsamen Überführen in Alkohol. Konservierung mit FLEMMINGscher Lösung empfiehlt sich für das Studium der Herzstruktur; das zarte Bindegewebe, in dem die Gefäße verlaufen, zerreißt freilich dabei oft. Die Aufbewahrung geschah in 80%igem Alkohol. Zur Anfertigung von Schnitten wurden die Embryonen mit Hilfe von Nelkenölcollodium eingebettet. Die größeren Objekte kamen aus Xylol oder Chloroform in 60grädiges Paraffin. Die Färbung der 3—6 μ dicken Schnitte geschah mit Hämatoxylin nach DELAFIELD oder am besten nach HEIDENHAIN mit oder ohne Nachtinktion durch Lichtgrün oder Orange-G.

Ascidiozoid.

Gefäße und Kreislauf.

Historisches.

Von den ältesten Untersuchern der Pyrosomen macht zuerst SAVIGNY (1820) die Angabe, daß ihr Blutgefäßsystem ähnlich dem der Ascidien ist. Weiteres finden wir bei HUXLEY (1851), der erwähnt, daß die Hoden lose in einer Ausdehnung des Gefäßsystems liegen, vom Blute umspült. 1860 erweiterte er seine Angaben, indem er von drei Hauptkanälen, einem ventralen, dorsalen und peripharyngealen spricht; vorn bildet nach ihm zwischen dem dorsalen und ventralen Gefäße die pharyngeale Bahn, in der Mitte die Kiemengefäße und im hinteren Teile des Tieres die Eingeweidekanäle die Verbindung. NEUMANN (BRONN) macht die Angabe: »Zu diesem (dem peripharyngealen) Kreislauf zählen schließlich auch die Mundtentakeln mit dem großen Ventraltentakel, in dessen bläschenförmig erweiterter Basis denn auch stets zahlreiche Blutzellen angetroffen werden, von denen JOLIET (1888) und SALENSKY (1892) annehmen, daß sie den Tentakel zum vollständigen Verschluß der Mundöffnung strecken und aufrichten können«.

Methode.

Leider erwies es sich als vollkommen unmöglich, selbst bei den größten Individuen von *Pyrosoma giganteum* Injektionen zustande zu bringen, weil sogar die feinsten Glaskanülen, nachdem sie durch den Cellulosemantel geführt sind, das zarte Gewebe zerreißen. Schnittserien geben zwar Aufschluß über den Verlauf der größeren Kanäle im Bindegewebe, machen aber die Verfolgung kleinerer Gefäße dadurch unmöglich, daß selbst bei sorgfältiger Konservierung und Überführung das feine Bindegewebe ungemein leicht reißt und folglich unregel-

mäßige und zahlreichere Lückenräume zeigt, als im Leben vorhanden sind. Die besten Ergebnisse zeitigte die Beobachtung des lebenden Materials, ohne daß auch dabei die feineren Verzweigungen und feinsten Kanälchen festzuhalten waren. Vitalfärbungen zur Darstellung der Körperflüssigkeit schlugen fehl.

Nach Harless (1874, Bronn) wird das Blut bei *Ascidia mammillata* und nach Krukenberg (1860) und Giard (1896) bei *Asc. mentula* und *Asc. fumigata* tiefblau, bzw. dunkelgrün, sobald es mit Luft oder Kohlensäureblasen in Berührung kommt. Versuche, durch Durchlüftung des Wassers mit Kohlensäure eine Dunkelfärbung des farblosen *Pyrosoma*-Blutes zu erzielen, ergaben negative Erfolge, weil keine Farbänderung eintrat und außerdem die einzelnen Individuen, die im kohlensäurehaltigen Wasser sehr schnell absterben, sich so stark trübten, daß bei nur schwacher Blutverfärbung eine Verfolgung der Kanäle unmöglich wäre.

Was die Nomenklatur anlangt, so ist es hier wie bei Tunikaten überhaupt unzutreffend, mit Lacaze-Duthiers von Arterien und Venen zu sprechen, da das Herz seine Pulsrichtung dauernd wechselt. Bei den meisten Autoren findet sich der Ausdruck Sinus mit der entsprechenden topographischen Benennung für die großen Gefäße, während die kleineren nach den Organen, welche sie verbinden, benannt sind. Die Schwerfälligkeit dieser Nomenklatur muß man mit in Kauf nehmen, wenn man nicht dem Vorgehen Vogt und Yungs sowie Schultzes folgen will, die jedes Gefäß nur nach einem Organ benennen, eine Methode, durch welche beim Vergleich der verschiedenen Ascidien leicht Irrtümer hervorgerufen werden können.

Der Kreislauf von *Pyrosoma* läßt sich auf das von Lahille gegebene Schema der Ascidien zurückführen. Im wesentlichen haben wir einen dorsalen und ventralen Hauptsinus vor uns, welche vorn durch die Gefäße des Kiemenkorbes, hinten durch die den Darm umspülenden Sinus in Verbindung stehen. Das Herz gehört dem ventralen an. Die Gefäße verlaufen in den Lakunen der Leibeshöhle und entbehren mit Ausnahme der Mantel- und Stologefäße besonderer Epithelwandungen. Seeliger (1895) hält es für nicht ausgeschlossen, daß sich hin und wieder in der Nähe des Herzens in den großen Kanälen Mesenchymzellen zur streckenweisen Endothelbildung fixieren.

1. Der Hypobranchial- oder Ventralsinus.

Dieser starke Gefäßstamm (s. v. Taf. XV, Fig. 1, Taf. XVI, Fig. 1, 2 s. v.) entspringt aus dem vorderen Herzostium, also ventral rechts

vom Endostyl, und zieht sich ventral und seitlich von letzterem bis zur Nähe der Ingestionsöffnung hin. Er teilt sich kurz nach seinem Austritt aus dem Herzen in mindestens drei Hauptkanäle, von denen der mediane (s. v. m. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) genau ventral vom Endostyl, die beiden andern (s. v. l.) symmetrisch zum medianen seitlich, zum Teil direkt vom Entoderm begrenzt, verlaufen. Bei älteren Tieren sind die lateralen Stränge durch eingewuchertes Bindegewebe noch einmal in je zwei Kanäle geteilt (Taf. XVI, Fig. 1) in der Weise, daß die dem Endostyl zugewandten die kleineren sind. Die allmähliche Einwucherung von Bindegewebe ließ sich bei manchen Schnitten verfolgen, und vielfach ist in einem der Lateralgefäße der Prozeß noch im Gange. Das Studium des Lebenden lehrt, daß sämtliche Ventralstämme durch feine Kanälchen in Verbindung stehen und von ihnen überaus spärliche, enge Abzweigungen in das Bindegewebe zwischen Ectoderm und den Peribranchialräumen gehen. Der engste Kanal kurz nach der Verzweigung ist der unpaare, doch verjüngen sich die Lateralstränge distal so stark, daß ihr Lumen am vorderen Endostylende kleiner als das des Mediankanals ist. Von letzterem werden am Flimmerbogen zwei symmetrische Äste als peripharyngealer Kreislauf abgegeben, welche die schwachen Enden der lateralen Ventralstämme aufnehmen (Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2). Ein nur geringer Teil der Körperflüssigkeit strömt median im präbranchialen Teil des Ventralgefäßes (s. v. p. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) in der alten Richtung über den Flimmerbogen hinaus und verliert sich unterhalb und an der Mundkrause in zahlreiche feinste Verästelungen.

Ich muß an dieser Stelle auf ein Organ kurz eingehen, dessen Funktion bisher vollkommen verkannt worden ist, nämlich auf den Ventraltentakel (Taf. XV, Fig. 1). Ich entnehme NEUMANN (Bronn) folgende Angaben über ihn: »Sehr oft erscheint er dorsal gerichtet. Er ist stets hohl und an seiner Basis blasig erweitert. Er umschließt einen Teil der primären Leibeshöhle, und in der basalen Erweiterung trifft man auch stets Blutzellen in großer Menge an, die allerdings in ihrem histologischen Charakter von den in andern Teilen der Leibeshöhle flottierenden erheblich abweichen.« USSOW (1876) faßt ihn auf Grund letzter Tatsache und des herantretenden starken Nervenastes als ein Gehörorgan, seine bläschenförmige Erweiterung als Gehörblase auf. JOLIET (1888) und SALENSKY (1892) sprechen die Vermutung aus, daß die wechselnde Blutmenge in ihm abwechselnd Strecken und Erschlaffen verursacht, so daß der geschwellte Tentakel die Ingestionsöffnung völlig verschließt. NEUMANN meint: »Der Ventraltentakel und

die übrigen Mundtentakel können aber zweifellos durch Muskeln bewegt werden.« Dieser Autor rechnet den Ventraltentakel zum Bereiche des peripharyngealen Sinus. Tatsächlich liegt er indessen nahe den letzten Verästelungen des Ventralsinus.

Bei konserviertem Material ist das fragliche Organ stets in die Ingestionsöffnung eingezogen, der Ventralwand derselben mehr oder weniger genähert. Bei dem ersten lebenden Material, das mir zugänglich war — es handelte sich durchweg um junge Kolonien — nahm er unbeweglich die gleiche Lage ein. Allein schon hier zeigte sich, daß von einem Schwellen durch Blutzufuhr keine Rede sein kann. Die geringe Blutmenge, welche infolge des Mangels eines stärkeren Gefäßes überhaupt die Ingestionsöffnung erreicht, und das in den feinen Verästelungen überaus behinderte Strömen machen ein Schwellen des Organs zur Unmöglichkeit. Wenn die Verfolgung der Blutkörperchen in diesen Kapillaren wegen ihres häufigen zeitweisen Fixierens auch einigermaßen erschwert wird, so dringen doch zweifellos nie Blutzellen in den Ventraltentakel ein, und die Zellen seiner erweiterten Basis verlassen nie ihren Ort, um als Mesenchymzellen im Blutstrom zu flottieren.

An ganz frischen, in der Nähe des Laboratoriums gefangenen, großen Kolonien machte ich sodann den wichtigen Befund, daß das fragliche Organ im Normalzustande überhaupt nicht in die Ingestionsöffnung eingestülpt ist, sondern aus ihr frei in das umgebende Wasser hinausragt. Jede direkte Berührung der Tiere oder Wasserbewegungen veranlassen sein sofortiges Zurückziehen in die präbranchiale Zone des Kiemendarms, und so erhält er die Stellung, welche er an konserviertem Material aufweist. Gleichzeitig verengt sich die Ingestionsöffnung bis zum völligen Verschluß. Behutsames Berühren des ausgestreckten Tentakels mit einem Haar bei einem Individuum, das zapfenförmig weit über die Kolonieoberfläche hervorsteht, veranlaßt allein dieses zum sofortigen Einklappen. Liegen die gereizten Tiere tiefer in den gemeinsamen Zellulosemantel eingesenkt, so zeigen die Nachbarindividuen dieselbe Reaktion, da beim Verschluß der Ingestionsöffnung durch das gereizte Tier ein Zug in der Cellulose entsteht, welchen die Nachbarindividuen empfinden. In der Gefangenschaft nimmt die Reizbarkeit des Tentakels bald ab. Demnach dient der Ventraltentakel bei *Pyrosoma* keineswegs zum Versperren der Mundöffnung, sondern er ist ein zum mindesten für mechanische Reize sehr emfindliches Sinnesorgan, welches die Besitzer vor Eindringen von Fremdkörpern und Feinden schützt.

Der Mechanismus des Ventraltentakels wird durch Muskeltätigkeit vermittelt. Die latente Reizzeit ist der Beobachtung nicht zugänglich. Der Umstand, daß seine Bewegung durch die Sistierung des gesamten Kreislaufs zur Zeit der Wechselpausen nicht aufgehalten wird, zeigt gleichfalls seine Unabhängigkeit vom Blutdruck. Das Wiederhervortreten gleichzeitig mit der allmählichen Öffnung der Ingestionsöffnung erfolgt wie das Einklappen in nur einer Ebene (dorsoventral). Seitwärts gerichtete oder kreisende Bewegungen konnte ich in keinem Falle konstatieren. Langsam und ruckweise, oft spontan ganz oder ein Stück seines Weges wieder zurückschnellend, richtet er sich, gleichsam vorsichtig tastend, wieder auf, bis er seine normale Stellung wieder erreicht hat, d. h. bis die Muskeln, die sein Einziehen verursachen, wieder völlig erschlafft sind. Dafür, daß das Organ nur temporär durch Muskeltätigkeit eingezogen wird, sprechen meine Beobachtungen an Tieren, die eines natürlichen Todes in der Gefangenschaft gestorben und aus dem Cellulosemantel herausgefallen sind. Bei ihnen allen zeigt infolge der Muskelerschlaffung der Tentakel seine charakteristische normale Stellung, nämlich aus der Ingestionsöffnung in das umgebende Wasser hervorragend.

2. Der Stolonensinus.

Vom Hypobranchialsinus zweigt sich zwischen dem vorderen Herzende und der Stelle seiner Teilung ein schwächerer Sinus ab, welcher den Stolo prolifer ernährt (s. st. Taf. XV, Fig. 1). Da der Stolo etwas analwärts vom vorderen Herzende hervorknospet, muß das ihn versorgende Gefäß ein wenig nach hinten umbiegen, bis es den vom Endostyl her in den Stolo eintretenden Entodermfortsatz erreicht. Es tritt dann aus dem Bindegewebe heraus in die Lücke zwischen Ectoderm und Entoderm, das Nervenrohr bespülend, durchläuft die ganze Knospungszone, kehrt am distalen Ende um, wo die Entoderm- und andern Röhren (Neumann, 1913) nicht bis zum Ectoderm reichen, und tritt in das Mutterindividuum durch die zweite Blutbahn zurück, deren Grenzen durch das Ectoderm und den Geschlechtsstrang einerseits sowie durch Entoderm, Peribranchialröhren, sowie Pericardstrang anderseits gegeben sind (Taf. XVI, Fig. 9). Nach kurzem Verlauf im mütterlichen Bindegewebe gelangt er vereint mit dem Visceralgefäß durch das hintere Herzende in das pulsierende Organ. Mit der Entwicklung der Knospen, welche am distalen Stoloende einsetzt, wird der Blutkreislauf natürlich komplizierter. Die Ausbildung der Kanäle in den Knospen zu verfolgen, liegt außerhalb des Rahmens dieser Unter-

suchung. Sie ist im wesentlichen durch die sukzessive Organbildung, wie sie von SEELIGER (1889) und NEUMANN (1913) eingehend beschrieben ist, charakterisiert.

Ob der Stolonensinus an beiden Herzenden als selbständiges Gefäß aus dem Herzen entspringt, läßt sich ohne Injektionen schwer feststellen. Ich glaube indessen, daß sein eventuell gesondertes Entspringen erst sekundärer Natur sein kann, indem ursprünglich jedem Herzostium nur ein einziger kräftiger Kanal entspringt, welcher sich kurz nach seinem Austritt in mehrere zerteilt, und alsdann das Bindegewebe von der Gabelungsstelle dem Herzende entgegenwuchert.

3. Der peripharyngeale Sinus.

Unter peripharyngealem Sinus (s. per. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) verstehe ich allein die geschlossene Blutbahn, welche sich vom Hypobranchialsinus am vorderen Endostylende abzweigt und deren symmetrische Hälften, dem beiderseits vom Kiemendarm geschwungen verlaufenden Flimmerbande folgend, sich am Ganglion in den Dorsalsinus ergießen. Die weiter oralwärts gelegenen Partien gehören nicht zu seinem Bereiche. Es werden von ihm die beiden Leuchtorgane umspült, bei denen er so stark erweitert ist, daß er die ganze Breite dieser in der Längsrichtung der Tiere oft recht ausgedehnten Organe einnimmt.

4. Die Visceralsinus.

Aus dem Herzhinterende entspringt ein starker Blutstrom, welchem die Versorgung der Eingeweide obliegt. Es ist mir nur möglich, in gröberen Zügen ein Bild dieser Sinus zu entwerfen, da über ihre feinen Verästelungen allein Injektionen Aufklärung verschaffen können. Bei sehr jungen Individuen, die noch durch den Stolo mit dem Muttertiere zusammenhängen, wird der Visceralsinus durch einen einzigen mächtigen Kanal repräsentiert, der sich im Bindegewebe an der Umbiegungsstelle des Darmkanals zwischen Magen und Enddarm einschiebt, ohne nennenswerte Verästelungen auf der linken Seite von Magen und Ösophagus verläuft und schließlich in den Dorsalsinus übergeht. Im Alter gestaltet sich indes sein Verlauf komplizierter. Mit der zunehmenden Unabhängigkeit der Knospe vom mütterlichen Individuum und der notwendig werdenden Selbsternährung verästelt er sich, so daß bei erwachsenen Individuen der Mitteldarm, die Region der darmumspinnenden Drüse und der Enddarm ringsum von mehreren parallel verlaufenden, unter einander kommunizierenden Gefäßen umspült wird, welche sich am Magen in feinste Lacunen auflösen. Stets bleibt dabei der

ursprünglich linksseitige Verlauf des jungen Visceralgefäßes dadurch angedeutet, daß auf dieser Seite ein schnelleres Strömen des Blutes zu beobachten ist als in den rechtsseitigen Verästelungen. Deren allmähliche Vereinigung findet am Vorderdarm statt und zwar zu zwei denselben begleitenden Kanälen (Taf. XV, Fig. 1), deren linker als der ursprüngliche ein weiteres Lumen aufweist. — Eine weitere Komplikation erfährt der Eingeweidesinus mit der Ausbildung des Geschlechtsapparates. Dieser wölbt ventral, etwas nach hinten von der Darmschleife in der Leibeshöhle liegend, die Körperwandung bruchsackartig vor, und es liegt das Ovar stets rechts, dicht hinter dem Hoden. HUXLEY (1850, 1861) erwähnt, daß die Hoden in einer Ausdehnung des Gefäßsystems liegen, macht aber keine Angaben über den Zusammenhang mit dem Herzen und den übrigen Blutgefäßen.

Nach der völligen Ausbildung der Geschlechtsorgane erscheint der dem hinteren Herzende entspringende starke Gefäßstamm kurz nach seinem Austritt in zwei Kanäle geteilt (Taf. XV, Fig. 1). Der schwächere Ast verläuft innerhalb der Darmschleife, dann links am Magen entlang und mündet am Beginn des Ösophagus in den Dorsalsinus. Dieses Gefäß, es sei »Sinus stomaco-intestinalis« genannt, gibt am Intestinum und Magen nur spärliche Äste ab. Die Hauptmenge des dem hinteren Herzende entströmenden Blutes tritt zum Zwitterapparate, sich links dem Hoden, rechts dem Ei zuwendend. Die Stärke der Blutversorgung der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen ist abhängig von ihrem jeweiligen Reifezustand. Die Ei und Hoden umspülenden Kanäle vereinigen sich zu einer einzigen Blutbahn, welche etwas links der Medianebene die bruchsackartige Ausstülpung verläßt, um sich dem Magen zuzuwenden. Hier spaltet sich das Gefäß, der »Sinus stomaco-genitalis«, in zahlreiche Verästelungen, welche mit denen des Sinus stomaco-intestinalis kommunizieren und den Magen vollkommen umgreifen. Die Hauptkanäle verlaufen auch in diesem Falle links des Magens. Am Ösophagus findet die allmähliche Wiedervereinigung der den Magen umspülenden Kanälchen statt, und die zwei den Ösophagus begleitenden Äste (Taf. XV, Fig. 5) treten zur Bildung des Dorsalsinus zusammen.

5. Der Dorsalsinus.

Er entsteht aus der Vereinigung der Visceralkanäle am Ösophagusbeginn und zieht sich dorsal im Bindegewebe zwischen Ectoderm und dem Kiemendarm annähernd parallel zum Ventralsinus dahin (Taf. XV, s. d. Fig. 1). In seinem Bereiche liegen die dorsalen Mesenchymzell-

haufen, welche nach den verschiedensten Deutungen von SEELIGER neuerdings als blutbildendes Organ angesprochen werden. Leider ist es mir nicht gelungen, durch Beobachtung des Lebenden diese Deutung bestätigen zu können. Es setzen sich nämlich die Blutzellen oft an den dorsalen Zellhaufen vorübergehend fest, und bei der großen Ähnlichkeit der Blutkörperchen mit den Zellen des Dorsalorgans ist es, zumal da die Körperflüssigkeit in dem weiten Dorsalsinus sehr schnell fließt, überaus erschwert, in einer sich eben loslösenden Zelle ein fixiert gewesenes Blutkörperchen oder eine losgelöste Mesenchymzelle des fraglichen Organs mit Sicherheit zu erkennen.

Wie am Ventralsinus lassen sich auf Querschnitten (Taf. XVI, Fig. 4, 3) klar drei dorsale Kanäle erkennen, welche in der Region der dorsalen Zellhaufen meist verschmolzen erscheinen. Die zwei kleineren, rechts und links symmetrisch gelegen, verlaufen im Bindegewebe dicht an den Endigungen der Kiemenquergefäße entlang und geben Blut in diese ab. Außerdem kommunizieren sie durch feine Kanälchen mit dem großen Mediankanal, welcher dorsal von dem blutbildenden Organ verläuft. Bei alten Tieren finden sich auch ventral unter- und innerhalb der Mesenchymzellhaufen Lückenräume, deren Auftreten keiner Gesetzmäßigkeit unterliegt, und es erscheint das Gefäß durch einwucherndes Bindegewebe an seinen Konturen vielfach unregelmäßig und zackig zerrissen. SEELIGER nimmt an, daß das Bindegewebe bei Tunikaten während der ganzen Lebenszeit der Tiere wächst und sich verändert und daß demzufolge die Lakunen nicht unwandelbar die gleichen bleiben können, sondern auch in alten Individuen sich größere Sinus verengen und neue sich bilden dürften. Die runde bis ovale mediane Röhre versorgt dann das Ganglion nebst der Flimmergrube, gibt hier den peripharyngealen Sinus ab und zieht sich als präbranchialer Teil des Dorsalgefäßes (s. d. pr. Taf. XVI, Fig. 1) unter allmählicher Verengung und Abgabe von Kanälchen zur Ingestionsöffnung, um sich in der Region der Mundkrause in feinste Verästelungen aufzulösen. Auch das Dorsalgefäß kann stellenweise direkt vom Entoderm begrenzt werden.

Einzugehen wäre an dieser Stelle noch auf die Rückenzapfen, Ausstülpungen der dorsalen Kiemendarmwand, welche zum Bereiche des Dorsalsinus zu rechnen sind. NEUMANN (Bronn) sagt: »Es sind hohle, fingerförmige Ausstülpungen in der Medianebene des dorsalen Epithels, welche als solche Teile der dorsalen Leibeshöhle umschließen und daher vereinzelt Blutzellen führen.« Bei SEELIGER (Bronn) finden wir für die eigentlichen Ascidien folgende Angabe (S. 353): »Die Zapfen umschließen Divertikel der primären Leibeshöhle, enthalten ein mehr

oder weniger zellenreiches Bindegewebe und Blutbahnen und bewirken dadurch eine Vergrößerung der atmenden Oberfläche«. Daß der Zweck dieser tentakelförmigen Organe bei *Pyrosoma* sicherlich nicht in einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche besteht, zeigt die Beobachtung, daß nicht in einem einzigen Falle Blutkörperchen aus den Dorsalkanälen in sie eintraten; sie erschienen stets durch Bindegewebe und Dorsalgefäß vollkommen abgeschlossen. Dorsoventral geführte Querschnitte durch das Tier, stark mit Plasmafarbstoffen tingiert, bestätigen die Beobachtung am Lebenden und zeigen, daß die Rückenzapfen mit Bindegewebe vollkommen angefüllt sind (Taf. XVI, Fig. 4).

In dem dorsalen Sinus nehmen die Mantelgefäße (Taf. XV, Fig. 1 *mg*) ihren Ursprung, hohle Ausstülpungen des Körperectoderms ohne auskleidendes Bindegewebe, welche sich je nach der Lage der Individuen im Stocke weiter oder kürzer in den Mantel hineinerstrecken. Sie entspringen trichterförmig in der Gegend des hinteren Endes der dorsalen Zellhaufen und sind am besten entwickelt bei den Individuen, welche dem Sphincter der Kolonie benachbart sind. Sie durchsetzen denselben hier überaus dicht in radiärer Anordnung. Die histologischen Verhältnisse der Mantelgefäße, ihre Ausbildung und Verteilung im *Pyrosoma*-Stocke, sind durch Seeliger (1895) und Neumann (Bronn) eingehend erörtert worden. Es erübrigt sich, an dieser Stelle näher darauf einzugehen. Erwähnt sei, daß alle sekundären Ascidiozooide nur ein, die vier primären indessen je zwei Mantelgefäße besitzen. Eine prinzipiell verschiedene histologische Beschaffenheit oder Funktion zwischen beiden existiert nicht.

6. Die Gefäße des Kiemenkorbes.

Bisher unterschied man Längs- und Quergefäße des Kiemenkorbes und bezeichnete damit die längs der Kiemen über Quergefäße und Spalten verlaufenden Rippen und andrerseits die hohlen Stücke des Kiemendarms, welche zwischen den Kiemenspalten liegen. Meinen Befunden nach verdienen den Namen Gefäße im Sinne von Blutgefäßen allein die parallelen, dorsoventral verlaufenden Quergefäße, durch welche die Verbindung der lateralen Dorsal- und Ventralbahnen zustande kommt. Ihre Anzahl wächst mit der Ausbildung der Kiemen bis zu einem gewissen Grade. Ihr Lumen ist so eng, daß Zusammenballungen von mehreren Blutkörperchen, welche sich in absterbenden Tieren reichlich vorfinden, nicht in sie eintreten können. Nie vermochte ich indessen flottierende Mesenchymzellen in den Längsgefäßen zu entdecken. Es ist freilich an der Verbindungsstelle von jedem Quer-

und Längsgefäß insofern zur Verschmelzung gekommen, als keine celluläre Scheidewand zwischen beiden besteht, allein das die Quergefäße auskleidende, in den Längsgefäßen fehlende Bindegewebe scheint an der Verwachsungsstelle die Hohlräume beider zu trennen (Taf. XVI, Fig. 6). Wollte man annehmen, daß die Hohlräume der Längsrippen mit denen der Quergefäße in so feiner Verbindung stehen, daß wohl die Lymphe, nicht aber die Blutkörperchen eintreten können, dann müßten sich Fälle beobachten lassen, in denen die Blutkörperchen vor der Öffnung festgehalten und angepreßt würden, d. h. sie müßten sich des öfteren auffallenderweise an der Berührungsstelle von Quer- und Längsgefäß festlegen. Dies war jedoch nie der Fall.

Einzugehen wäre noch kurz auf Unregelmäßigkeiten im Bau der Kieme und dadurch bedingte abnorme Ausbildung der Gefäße. Nicht selten machen die Kiemenblätter den Eindruck, als seien sie zerrissen gewesen und sekundär wieder ausgeheilt. Der Kiemenkorb zeigt streckenweise überhaupt keine Perforation, und meist verschwinden in den betreffenden Regionen auch die Längsrippen. Es schieben sich halbe Spalten zwischen die normalen ein oder es verschmelzen zwei benachbarte streckenweise. Überhaupt zeigen sich statt regulärer Spalten kürzere oder längere und selbst runde Perforationen. Entsprechend ist die Anordnung der Quergefäße, welche dann streckenweise zur Vereinigung gelangen. Es ist hier nicht der Ort, einzugehen auf die Fragen, welche neuerdings von Seeliger (1895), Damas (1904), Julin (1904) und Neumann (Bronn) aufgeworfen sind, ob nämlich diese Unregelmäßigkeiten durch sekundäre Einschiebung neuer Spalten zwischen die normalen oder durch Querteilung der letzteren entstehen und welchen morphologischen Wert die Querspalten der Pyrosomenkieme haben. Merkwürdigerweise zeigen meist beide Kiemenblätter eines Individuums und einzelne Kolonien in besonderer Häufigkeit derartige Abnormitäten, so daß die Annahme einer Vernarbung nach erhaltener Verletzung zurücktreten muß gegenüber der, daß besondere Lebensbedingungen die Tiere zu diesen Bildungen zwangen.

7. Die Gefäße der Egestionsöffnung.

Die Versorgung der Egestionsgegend mit Körperflüssigkeit geschieht wie an der Ingestionsöffnung durch zwei Gefäße (Taf. XV, Fig. 1 *s.an.*). Durch ihre Schwäche wird ihre Auffindung einigermaßen erschwert, zumal die Kloakalmuskeln und das koloniale Muskelsystem bei dicker geschnittenen Streifen das Bild stark trüben. Am vorderen Herzende zweigt sich von dem kräftigen Ventralsinus ein zweiter schwa-

cher Kanal ab, welcher sofort nach hinten umbiegt und, sanft links sich wendend, ventral vom Herzen dicht unter dem Ectoderm und dann bei alten Tieren linkerseits an der Aussackung, welche die Geschlechtsorgane beherbergt, vorbei zur Egestionsöffnung hinläuft. Hier verzweigt er sich in feinste Lakunen, welche sich dorsal wieder zu einem einzigen Kanale vereinigen, der oralwärts das Blut zurückführt und mit leichter ventralwärts gerichteter Biegung in das hintere Ende des Dorsalsinus endet. Ein besonderes Versorgen der Muskeln der Egestionsöffnung mit Blut findet wie bei den Nerven der Ingestionsöffnung nicht statt.

Der Kreislauf des Blutes in den Gefäßen.

Vergegenwärtigen wir uns nach diesen Betrachtungen kurz die Bewegung der Körperflüssigkeit bei der Herztätigkeit in einer bestimmten Richtung. Das Herz pulsiere bei einem Individuum mit Stolo und entwickelten Genitalorganen in der Richtung von hinten nach vorn.

Die gesamte Blutmenge, welche das vordere Herzende verläßt, verteilt sich dann so, daß die kleinste Menge in das zur Egestionsöffnung führende Gefäß eintritt, daß etwas mehr durch den mittelstarken Sinus in den Stolo fließt und daß der Hauptteil von den Ventralkanälen aufgenommen wird. Nur wenig Flüssigkeit nimmt ihren Weg von letzteren durch die Kiemenquergefäße, die Hauptmenge durchströmt namentlich vom ventralen Mediankanal aus die zwei Schenkel des peripharyngealen Sinus mit einigem Aufenthalt an den Leuchtorganen bis zum Eintritt in das Dorsalgefäß in der Gegend des Centralnervensystems. Der Rest des Blutes aus dem Ventralsinus, je nach der Ausbildung der präbranchialen Körperzone mehr oder weniger, fließt langsam über das Ende des Endostyls hinaus und verliert sich in den feinen Lacunen der Ingestionsregion. Infolge der Saugwirkung des Herzschlauches wird es wieder versammelt zu dem präbranchialen Dorsalsinus, der am Ganglion eine plötzliche Blutbereicherung erfährt durch den peripharyngealen Sinus, und passiert nun die Dorsalgefäße, deren laterale Stränge das aus den Kiemen tretende Blut aufnehmen. Blutverlust oder Zunahme durch das abgehende Mantelgefäß kommt nicht in Betracht, da in ihm die Körperflüssigkeit stagniert und nur durch die Kontraktion seiner Muskel und dadurch verursachte Verkürzung und Verengung des Lumens schwach bewegt wird. Es liegt auf der Hand, daß dadurch die von NEUMANN vermutete Auswanderung von Mesenchymzellen in die umgebende Cellulose begünstigt wird. Zur Respiration tragen indessen die Mantelgefäße nicht bei.

Am Ansatz des Ösophagus wird alsdann die oralwärts strömende geringe Blutmenge des dorsalen Egestionsgefäßes aufgenommen, und beide vereint ergießen sich in das den Darmkanal einfassende Bindegewebe. Die kleinere Blutmenge strebt durch das Stomaco-Intestinalgefäß, alles übrige durch den Sinus stomaco-genitalis, den Geschlechtsapparat passierend und die Hodenläppchen mit jedem Pulsschlage bewegend, dem hinteren Herzende zu, kurz vor welchem das aus dem Stolo zurückkommende Blut sich mit ihm vereinigt.

Bei der umgekehrten Herzperistaltik verläuft der Blutstrom in sämtlichen Gefäßen in der umgekehrten Richtung.

Die Schnelligkeit des Blutstromes ist abhängig von der Energie der Herztätigkeit. Infolge der wellenförmigen Herztätigkeit zeigt die Bewegung der Körperflüssigkeit keine Kontinuität, insofern die Blutmasse mit jeder ablaufenden Welle ein Stück vorwärtsgetrieben wird, um dann einen Moment ihre Bewegung zu sistieren oder in den größeren Kanälen nach dem Ablaufen jeder Pulsation sogar ein Stückchen zurückzufließen. Bei künstlich gesteigerter Herztätigkeit (S. 475 ff.) entzieht sich dieser Vorgang der Beobachtung. Die Bewegungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Körperregionen desselben Individuums ist proportional der Weite der Kanäle. Es kommt natürlich in den Verästelungen am Darm und vor allen Dingen an den Körperöffnungen, ferner an den Leuchtorganen und dorsalen Zellhaufen infolge der engen oder der unregelmäßigen Konturen der blutführenden Bindegewebslakunen zu einer zeitweisen Fixierung der flottierenden Mesenchymzellen.

Vergleich des Gefäßverlaufes bei Pyrosoma mit den eigentlichen Ascidien und Salpen.

Vom Schema LAHILLES (1890) weicht der Pyrosomenkreislauf dadurch ab, daß das Herz weiter nach hinten als im Schema gelagert ist, so daß die seinem hinteren Ende entspringenden Sinus sich fast sofort nach ihrem Austritt dorsalwärts wenden. Das extreme Stadium der *Polyclinidae*, bei welchem das pulsierende Organ am Hinterende des Gesamtkörpers liegt und beide Herzenden nach vorn gekrümmt sind, wird von *Pyrosoma* noch nicht erreicht.

In der histologischen Beschaffenheit der Blutgefäße steht *Pyrosoma* den Synascidien am nächsten. Bei allen Tunikaten sind die Blutgefäße diejenigen Teile der primären Leibeshöhle, welche durch das gallertige Bindegewebe nicht ausgefüllt sind und die Körperflüssigkeit

führen. Das bindegewebige Füllgewebe fehlt allein den Appendicularien, bei denen sich die Körperflüssigkeit direkt in der Leibeshöhle bewegt. Daß die Füssigkeitsbahnen bei *Pyrosoma* teilweise nicht völlig im Bindegewebe liegen, sondern, ähnlich wie es bei Synascidien vorkommt, direkt vom entodermalen Epithel begrenzt werden, wurde bereits hervorgehoben.

Bei den Monascidien als den größten Formen der Tunikaten kommt es besonders in den größeren Gefäßen, allein auch zuweilen in den kleineren Bahnen in der Hauptsache durch sich der Gallerte anlegende, hindurchgewanderte Zellen des Bindegewebes, auch wohl durch ein Fixieren und Aneinanderlegen amöboider Blutzellen zur Ausbildung feiner Epithellamellen. Die kleineren Synascidien entbehren meist derartiger Bildungen wie die Pyrosomen. Ebenso fehlen Muskeln, wie sie in den großen und auch kleineren Gefäßen der Monascidien und in den größeren Gefäßen der Synascidien vorkommen, im Pyrosomenkörper mit Ausnahme der Mantelgefäße, deren longitudinale Muskulatur direkt von der Körperflüssigkeit bespült wird, wodurch sie den Charakter von Hohlmuskelschläuchen erhalten. Einfache Bahnen sind die röhrenförmigen Mantelgefäße der Synascidien, während bei Monascidien dadurch kompliziertere Verhältnisse geschaffen werden, daß durch eine sekundär einwuchernde Gewebslamelle das Gefäßlumen in zwei Röhren geteilt wird.

Auf Grund der Tatsache, daß die Außenwand der Stolonenblutkanäle der Synascidien wie der Mantelgefäße der Monascidien nur eine Ectodermschicht ist, hat neben andern Forschern namentlich O. Hertwig (1872) die morphologische Gleichwertigkeit zwischen den Stolonen der Syn- und Manteldoppelgefäße der Monascidien ausgesprochen. Dies ist jedoch kaum zulässig, da mit Sicherheit Doppelgefäße bei Monascidien nachgewiesen sind, an deren Bildung das Entoderm im Gegensatz zu allen Stolonen nicht beteiligt ist. Seeliger (Bronn) meint, daß freilich gerade der möglichen entodermalen Bildung der Scheidewand in den Doppelmantelgefäßen bisher zu wenig Aufmerksamkeit zugewandt worden ist. In der Tat ist mit Sicherheit ein Fall bekannt, wo die ectodermalen Mantelgefäße durch eine Entodermlamelle zu Doppelgefäßen werden. Es sind dies die Gefäße in den Haftzotten bei *Ciona intestinalis*. Mit vollem Rechte homologisieren deshalb Roule, Herdmann und Damas die Mantelkanäle von *Ciona* mit den Stolonen der Synascidien, und ich schließe mich dieser morphologischen Gleichstellung auch für die Stolonen bei *Pyrosoma* an.

Bei allen Ascidien finden wir den starken, aus dem vorderen Herzende entspringenden Blutstrom wieder, welcher ventral verlaufend, das Blut der vorderen Körperregion zuführt und, an der Ingestionsöffnung sich in feinste Kanälchen auflösend, verstreicht. Die Tatsache, daß er aus mehreren Parallelstämmen besteht, welche ihrerseits wieder feinere Gefäße abgeben, ist gleichfalls von den Ascidien beschrieben, so bildet z. B. HELLER für *Ascidia mentula* und SEELIGER für *Botryllus* (BRONN, Taf. VIII, Fig. 5) drei Ventralkanäle ab. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Clavellina* (ibid. Fig. 1). Der Sinus ventralis bei *Pyrosoma* ist homolog dem grand sinus thoracique ou ventral (MILNE EDWARDS), dem sinus branchiocardiaque, sinus branchial inférieur ou ventral (ROULE), der aorte branchio-cardiaque oder branchiale (LACAZE-DUTHIERS), dem Bauchkanal (VOGT und YOUNG), dem Ventralgefäß (Heller), dem great dorsal branchial channel (HANCOCK) und dem canalis hypobranchialis (SCHULTZE) bei Salpen.

Der bei *Pyrosoma* überaus deutlich entwickelte peripharyngeale Sinus scheint in derselben Mächtigkeit bei Ascidien nicht zu existieren. Die Hauptblutmenge nimmt bei den großen Monascidien ihren dorsoventralen Weg durch die Kiemen, während die Flimmerbogenkanälchen ihnen gegenüber nur untergeordnete Bedeutung besitzen. Hier bestehen sie, dem komplizierten Bau des Flimmerbogens entsprechend, aus vielen kleinen Gefäßen, unter denen ein stärkeres allerdings in unmittelbarer Nachbarschaft der flimmertragenden Zellen des Bogens verlaufen kann (BRONN, Abbildung S. 330). Bei den kleineren Synascidien gewinnt der genannte Sinus an Bedeutung, und es ist naheliegend, anzunehmen, daß seine starke Entwicklung bei *Pyrosoma* durch die in ihm liegenden Leuchtorgane bedingt worden ist, deren intensive Tätigkeit eine ausgebildete Versorgung mit Nährstoffen und Sauerstoff zum Erfordernis macht. Das Homologon zum peripharyngealen Sinus ist bei den Salpen durch die zwei symmetrischen *Vasa oralia* (NICOLAI 1908) repräsentiert.

Der starke, dorsal in der Längsachse des Tieres über dem Kiemenkorb verlaufende Sinus der Pyrosomen fehlt bei keiner der untersuchten Ascidien. Überall nimmt er oralwärts an Volumen ab und löst sich dendritisch an der Ingestionsöffnung auf. Synonyma sind sinus dorsal (MILNE EDWARDS), veine du raphé posterior oder vaisseau branchial médian postérieur (LACAZE-DUTHIERS), sinus viscéro-branchial oder sinus branchial supérieur ou dorsal (ROULE), Dorsalstämme (HELLER), Eingeweide-Kiemenkanal (VOGT und YUNG), great ventral branchial channel (HANCOCK) und canalis branchialis (SCHULTZE) bei Salpen.

Mehrere parallele Längsstämme sind von den meisten Ascidien bekannt, und nach SEELIGER (BRONN) erscheint bei manchen ein großes Längsgefäß »durch eingewuchertes Bindegewebe auf gewissen Strecken in mehrere kleine Blutbahnen aufgelöst«. Zu einer Übereinanderlagerung zweier Dorsalkanäle, wie wir sie aus HELLERS Untersuchungen für *Ascidia mentula* kennen, kommt es bei *Pyrosoma* nicht. Nur bei wenigen Ascidien (Gattung *Ascidia*, Heller) verläuft der Dorsalkanal an seinem Hinterende unverästelt bis zum Herzen. In den meisten Fällen liegen die Verhältnisse wie bei *Pyrosoma*, indem sich das Dorsalgefäß an den Eingeweiden in feinste Ästchen auflöst (Dorso-intestinal- und Dorsoventraläste, BRONN), deren Blutinhalt erst durch die Visceralkanäle dem Herzen zugeführt wird.

Die Art und Weise der am Eingeweidekanal erfolgenden Auflösung ist von LACAZE-DUTHIERS und DELAGE (1899) bei Cynthideen (*Polycarpa varians*, *Molgula*) und ganz besonders sorgfältig durch ROULE (1884) für *Ciona intestinalis* beschrieben worden. Bemerkenswert ist, daß nach den Erstgenannten von den zwei außer einem dritten medianen rechts und links vom Ösophagus verlaufenden Ästen auch bei *Mogula* der linke der mächtigere sein soll.

Für die großen Ascidien sind Trabekelgefäße bekannt geworden, Kanäle, welche in den die Peribranchialräume durchsetzenden und die Kieme mit der äußeren Leibeswand verbindenden Stütztrabekeln verlaufen und somit eine Kommunikation zwischen den Kiemen- und Leibeswandgefäßen darstellen. Sie fehlen den Trabekeln der Pyrosomen sowie kleinen Synascidien vollkommen. Die bei den größeren Formen in der Leibeswand, also im Bindegewebe zwischen dem Ectoderm und dem äußeren Peribranchial- bzw. Kloakenepithel verlaufenden starken, reich verästelten Gefäße sind bei *Pyrosoma* ja sehr schwach ausgeprägt und deshalb ist eine lacunäre Verbindung zwischen Kieme und Körperwandung überflüssig geworden. Die Trabekeln bei *Pyrosoma* haben demnach allein die Aufgabe zu erfüllen, die Kieme zu stützen. Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle auf eine Bemerkung SEELIGERS (1895) einzugehen, welcher vermutet, daß den Trabekeln der Pyrosomen eine gewisse Kontraktilität zukommt. Beobachten des lebenden Materials lehrt, daß bei geöffneter Ingestionsöffnung die Trabekeln glattgestreckt die Kieme stützen. Kontrahieren sich die Muskeln der Ingestionsöffnung plötzlich, so entsteht im Innern des Kiemenkorbes ein Überdruck, infolge dessen beide Kiemenblätter auseinandergedrückt werden und sich dem äußeren Peribranchialepithel nähern. In dem Maße, wie das Wasser beim Wiederöffnen abfließt, kehrt die

Kieme wieder in ihren ursprünglichen Zustand zurück und der Trabekel streckt sich. Infolge dieser Verengung der Peribranchialräume müssen sich die Trabekeln verkürzen, und dies geschieht durch Einknickung, welche an besonderen dazu präformierten Stellen erfolgt, nämlich dort, wo die Kerne der langen, spindelförmigen Zellen liegen, welche die Trabekeln bilden. Außer diesem charakteristischen Einknicken beobachtete ich indessen bei fest verschlossnen In- und Egestionsöffnungen, an denen sich keinerlei Bewegungserscheinungen zeigten, ruckende kleinere Bewegungen der Kiemenblätter, welche zweifellos durch aktive Kontraktion der Trabekeln zustandekommen. Es näherte sich nämlich oft, obwohl der Knickwinkel des Trabekels sich vergrößerte, das betreffende Kiemenblatt der äußeren Körperwand. Diese Erscheinung findet nur in der Annahme SEELIGERS ihre Erklärung.

Das Visceralgefäß entspringt bei allen Ascidien aus dem hinteren Herzende als starker, die Eingeweide versorgender Sinus. Die bei *Pyrosoma* beobachteten Verhältnisse nähern sich am meisten den bei *Ascidia*, von ROULE bei *Ciona* und von LACAZE-DUTHIERS bei *Molgula* beschriebenen. In allen diesen Fällen teilt sich das Visceralgefäß in zwei Äste, deren Verlauf bei den genannten Arten indes verschieden ist.

Die Versorgung der Genitaldrüsen läßt keinen allgemeinen Vergleich zu wegen ihrer verschiedenen Anordnung im Reiche der eigentlichen Ascidien. Die Stolonenversorgung ist bei Salpen genau die gleiche wie bei *Pyrosoma* (VOGT 1852). Tentakelblutgefäße und eine direkte Verbindung zwischen den Gefäßen der Kieme und dem Visceralgefäß, wie sie bei *Molgula* und *Ascidia* bekannt sind, fehlen den Pyrosomen ebenso wie die Kanäle, welche den Visceralsinus mit der Leibeswand verbinden. Die Kiemengefäße zeigen gegenüber den Ascidien eine große Vereinfachung.

Nutzen und Bedeutung der periodischen Herzumkehr.

Es ist an dieser Stelle einzugehen auf die Frage, wie sich die Verteilung von Sauerstoff und Nahrung im Pyrosomenkörper durch die umkehrende Herzarbeit gestaltet. ROULE (1884, 1885) war bekanntlich der erste, welcher darauf hinwies, daß die Sauerstoffversorgung im Tunikatenkörper in den verschiedenen Körperregionen innerhalb der entgegengesetzten Herzperioden eine recht verschiedene sein muß, und er baute darauf seine Erklärung für die Herzumkehr im Tunikatenkörper auf. Von späteren Forschern wandte namentlich SCHULTZE (1901) diesem Punkte seine Aufmerksamkeit zu. Er dehnt seine Angaben auch

auf die Versorgung mit Nährstoffen aus, indem er meint, daß »doch wohl auch im Tunikatenkörper das Blut vom Darm resorbierte Nährstoffe aufnimmt«. Da diese SCHULTZEschen Befunde infolge des bei Salpen reduzierten respiratorischen Organs und des direkten Zusammenhanges des Dorsalgefäßes mit dem hinteren Herzende für die eigentlichen Ascidien keine Gültigkeit haben, geht SEELIGER (BRONN, S. 527) auf diese Verhältnisse bei ihnen kurz ein. Diesen Betrachtungen liegt die Idee zugrunde, daß das Blut in der Kieme Sauerstoff, in den Darmlakunen diffundierte Nahrungsstoffe aufnimmt und bei seinem weiteren Verlaufe allmählich an die durchströmten Gewebe abgibt. Allerdings hebt schon SCHULTZE hervor, daß dafür nur dann ein bindender Beweis gefunden werden kann, wenn man aus ein und derselben Körperstelle bei zwei entgegengesetzten Herzperioden Blut entnähme und es einer eingehenden Analyse unterzöge. Das Herz schlage in einem erwachsenen *Pyrosoma* von hinten nach vorne. Ihm entströmt ein sauerstoffarmes, aber an resorbierter Nahrung reiches Blut, welches in erster Linie die Gegend des Endostyls, dann den Stolo, die Kieme, die Leuchtorgane im peripharyngealen Sinus, ferner die ventrale Region der In- und Egestionsöffnung versorgt. In der Kieme und vielleicht auch im peripharyngealen Sinus findet reichliche Aufnahme von Sauerstoff statt, der ihm wieder entzogen wird in der Gegend des Dorsalsinus, vor allem aber in den die Eingeweide umspülenden Kanälen. Die Versorgung mit Nährstoffen ist in diesen Körperteilen gering. Ihre Aufnahme findet erst in den darmumspinnenden Lakunen wieder statt, so daß die Geschlechtsorgane bei verhältnismäßig starkem Sauerstoffmangel reichlich mit Nährstoffen bedacht werden und ins Herz annähernd sauerstoffreies, aber nahrungsreiches Blut eindringt.

Bei advisceralen Pulsen (S. 452) gestalten sich die Verhältnisse folgendermaßen. Dem Stolo, den Geschlechtsorganen und dem gesamten Verdauungstractus steht sauerstoffreiches Blut zur Ausnutzung frei. Die am Verdauungstraktus aufgenommenen Nahrungsstoffe kommen der Dorsalgegend von der In- bis zur Egestionsöffnung zugute. Der ventralen Körperregion stehen diesmal bei beträchtlicher Sauerstoffmenge nur wenig Nahrungsstoffe zur Verfügung. Diese Betrachtungen lassen sich kurz zu folgender Übersicht zusammenstellen.

Aus nebenstehender Tabelle läßt sich unschwer entnehmen, daß allerdings die umkehrende Herzperistaltik die Verteilung von Sauerstoff und Nährstoffen in gewissen Körperregionen günstig beeinflußt. Auffällig ist indessen die Tatsache, daß bei der Annahme, daß nur in den

Bei Pulsen von hinten nach vorn		Körperregion	Bei Pulsen von vorn nach hinten	
Versorgung mit Sauerstoff	Versorgung mit Nahrung		Versorgung mit Sauerstoff	Versorgung mit Nahrung
schwach	stark	Stolo	stark	schwach
»	»	Ventralregion bis Flimmerb.	»	»
»	»	Kieme	schwach	stark
»	»	Leuchtorgane	»	»
stark	schwach	Dorsalregion bis Flimmerb.	»	»
»	»	Darmkanal	stark	schwach
schwach	stark	Geschlechtsorgane	»	»
»	»	Egest. Öffnung	schwach	stark
»	»	Ingest. Öffnung	»	»

Kiemengefäßen Sauerstoffaufnahme stattfindet, bei dem Kreislauf in beiden Richtungen die Gegend der Ingestionsöffnung mit ihren Muskeln und Nerven mit Sauerstoff stets recht stiefmütterlich, mit Nahrung verhältnismäßig reichlich bedacht wird. Dieses Mißverhältnis läßt sich nur dadurch beseitigen, daß man annimmt, daß in der präbranchialen Zone auch durch die innere Epithelauskleidung ein direkter Gasaustausch zwischen dem im Ingestionsraum befindlichen frischen Wasser und den umgebenden Geweben stattfindet. Die Möglichkeit dazu ist dadurch gegeben, daß der präbranchiale Teil des Dorsal- und Ventralgefäßes vielfach direkt am Innenepithel ohne dazwischengschobenes Bindegewebe verläuft. Auffällig ist ferner, daß die im peripharyngealen Sinus gelegenen Leuchtorgane stets besser mit Nahrung als mit Sauerstoff versorgt werden. Die merkwürdigste aus der Tabelle resultierende Erscheinung dürfte jedoch die sein, daß die Egestionsgegend stets stark venöses, jedoch nährstoffreiches Blut erhält. Das Wasser tritt aus dem Innern des Kiemenkorbes durch die Kiemenspalten, wo ihm sein Sauerstoff entzogen wird, in die Peribranchialräume und von hier in die Kloake, von wo es durch das Innere der Kolonie wieder ins Freie strömt. Eine Sauerstoffaufnahme von seiten des Innenepithels aus dem bespülenden Wasser kann so gut wie nicht stattfinden, da es beim Passieren des Tierkörpers den größten Teil seines Sauerstoffgehaltes abgegeben hat. Die Versorgung mit Sauerstoff in der Egestionsgegend muß demnach in der Tat sehr schwach sein.

Diese drei erwähnten Punkte drängen zur Berührung der Frage, welche bereits Krukenberg (1880) für Salpen aufwirft, ob das Blut nicht überhaupt im wesentlichen nutritorische Bedeutung und vielleicht

überhaupt keine respiratorische besitzt. Ich glaube dahin schließen zu müssen, daß der Körperflüssigkeit der Pyrosomen in erster Linie die Aufgabe zufällt, die vom Darm resorbierten Nährstoffe in alle Regionen des Leibes zu führen, wo sie dann in die umliegenden Gewebe transsudieren. Einen untergeordneten respiratorischen Wert des Blutes völlig in Abrede zu stellen, hieße aus Gründen, welche auf S. 470 ff. erörtert werden, zu weit gehen.

Das Herz.

Lage, Form, Histologisches.

Der Entdecker des *Pyrosoma*-Herzens ist MILNE-EDWARDS (1840). Über seine Lage (Taf. XVI, Fig. 8, Taf. XV, Fig. 1) entnehme ich NEUMANN (BRONN, S. 109): »Es liegt am Hinterende des Endostyls zwischen diesem und der Enddarmschleife, jedoch nicht genau median, sondern etwas nach rechts, und stellt einen cylindrischen, schräg von unten nach oben gerichteten Schlauch mit mäßiger ventraler Krümmung dar.« Da das ursprüngliche Zellbläschen, aus dem das Herz hervorgeht, sich an der dem Kiemendarm zugewandten Seite einstülpt (SEELIGER, 1898), sind am pulsierenden Organ zwei Teile zu unterscheiden, wie Fig. 8, Taf. XVI zeigt. Die äußere Wandung, das Pericard (*pc*), schlägt sich am Kiemendarm in die innere, das eigentliche Herz (*hz*), um. Es ist demnach mit VAN BENEDEN und JULIN (1887) das Herz als viscerales Blatt des Pericards aufzufassen. Die Stelle, wo die Herzwandung jederseits in das Pericard übergeht, die Herzraphe, ist durch eingewuchertes Bindegewebe verschlossen (Fig. 8). Außerdem liegt der Schlitz mit Ausnahme der beiden Herzenden, welche offen bleiben, dem hinteren Kiemendarmepithel dicht an. Bei alten Individuen können sich die Umschlagstellen der Raphe bis zum Verwachsen nähern (vgl. SEELIGER 1895).

Die Histologie des Herzens ist von eben genanntem Forscher klargelegt. Das Pericard wird, wie das Herz, von einer einzigen feinen Schicht polygonaler Zellen gebildet. Das Epithel des Herzschlauches scheidet die das innere Lumen bedeckenden Muskeln ab (Taf. XVI, Fig. 7), und zwar bildet jede Zelle mehrere, wohl über die gesamte Herzwand verlaufende Fibrillen. Teilungen derselben konnte ich des öfteren feststellen. Da eine weitere innere Herzschicht, wie sie von Ascidien (membrane anhyste, v. BENEDEN und JULIN, ROULE) beschrieben ist, nie existiert, wird die Fibrillenschicht direkt von der Körperflüssigkeit bespült.

Der Zwischenraum zwischen Pericard und Herzwandung ist von einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt. Es gelang mir an lebenden Pyrosomen den allen bisherigen Untersuchern entgangenen, darin schwimmenden Pericardkörper nachzuweisen, welcher bei *Ciona* von HELLER (1875) und ROULE (1884), bei *Ascidia cristata* und *fumigata* von FERNANDEZ (1906) beschrieben und auch bei Salpen (SCHULTZE 1901) beobachtet ist. Er tanzt bei *Pyrosoma* in der Pericardflüssigkeit mit jedem Herzschlage hin und her und liegt, da er mit den Wandungen nicht in Verbindung steht, meist demjenigen Herzende mehr genähert, nach welchem die jeweiligen Wellen verlaufen. Er ist verhältnismäßig selten und findet sich in variierender Größe nur bei älteren Tieren. Da ich ihn auf Schnitten nie wiederfinden konnte, sind mir Angaben über seine histologische Beschaffenheit nicht möglich. Im Leben erweckt er den Eindruck eines Zellkonglomerates. Kleinere außer ihm schwimmende Zellelemente (FERNANDEZ) fehlen wie bei den Salpen.

Die Bedeutung des Pericardkörpers ist nach HEINE (1903) secretorischer Natur. FERNANDEZ dagegen meint, seine Bestandteile seien nur losgerissene Teile des Herzens und Blutzellen, die bei einem Riß der Herzwand in den Pericardraum eindrangen und hier nach der Ausheilung verblieben. Nach den Befunden von GAVER und STEPHAN (1907) an *Ciona intestinalis* bilden außer verbrauchten Herzzellen vor allem parasitäre Protozoen die Pericardpartikelchen. Ein Eintreten von Blut in den Pericardraum durch einen Riß in der Herzwand erscheint mir unwahrscheinlich, da die intensive wellenförmige Tätigkeit des Herzens kaum ein Ausheilen ermöglichen dürfte. Die Tatsache, daß nur alte Tiere den Pericardkörper aufweisen und daß er im Cyathocoid fehlt, spricht dafür, daß er aus abgestoßenen Herzelementen zusammengesetzt ist.

Die Herztätigkeit bei frischen Individuen unter normalen Bedingungen.

Historisches.

Nach der Entdeckung der umkehrenden Herzperistaltik bei Salpen durch v. HASSELT (1824) und bei *Ascidien* durch LISTER (1834) ist die Tätigkeit des Ascidienherzens zuerst von MILNE-EDWARDS (1839) eingehender beschrieben worden. In neuerer Zeit wandten einige Forscher ihr Augenwerk auf den Herzschlag der Salpen, die bei ihrer Durchsichtigkeit, Größe und der oberflächlichen Lage des Herzens ein ausgezeichnetes Objekt zum Studium der Kontraktionsvorgänge darstellen. SCHULTZE hat 1901 Komplikationen im normalen Pulse des Salpen-

herzens beschrieben, die in einem merkwürdigen Verhalten der beiden Herzenden beim Verlaufe einer Welle bestehen und die um so beachtenswerter sind, als sie, für die eigentlichen Ascidien noch nicht beschrieben, sich zum Teil bei *Pyrosoma* wiederfinden.

Für *Pyrosoma* selbst liegen genaue Beobachtungen über diesen Punkt nicht vor. Milne-Edwards (1840) entdeckte die Übereinstimmung der umkehrenden Herzperistaltik bei ihnen und den Ascidien, also das Verlaufen einer Anzahl von Wellen von einem Herzende zum andern und nach kurzer Pause Umkehr der Pulsrichtung und des Blutstromes. Keferstein und Ehlers (1861) beschränken sich darauf, seine Angaben zu bestätigen. Weitere dürftige Mitteilungen über die Herztätigkeit sowohl des aus dem Ei entstehenden Cyathozoids sowie der aus ihm knospenden vier Primärascidiozooide finden sich bei Pavesi (1872), welcher ein gleiches Verhalten bei den primären und sekundären Ascidiozooiden konstatiert.

In der Nomenklatur schließe ich mich den früheren Untersuchern über Ascidienherztätigkeit an. Demnach seien die Herzenden mit Schultze (1901) nach den großen Kanälen, welche sie entsenden, benannt; das vordere ist das hypobranchiale, das hintere das viscerale. Die Kontraktionen, welche vom hypobranchialen zum visceralen Ende verlaufen, seien nach Krukenberg (1880) als advisceraie, die entgegengesetzten als abviscerale bezeichnet. Die Summe der Kontraktionen in einer Richtung sei eine Pulsationsreihe und die Ruhezeit des Herzens zwischen zwei entgegengesetzt verlaufenden Reihen die Wechselpause. Die Bezeichnung zusammengesetzte Herzperiode bedeutet eine abviscerale und eine adviscerale Pulsationsreihe mit der einer jeden folgenden Wechselpause.

Untersuchungsmethode.

Die Untersuchung der Herzrhythmik der Pyrosomen ist mit einiger Schwierigkeit verknüpft, weil man die großen Kolonien zur Beobachtung unter dem Mikroskope zerschneiden muß. Jede Berührung und Zerrung der Tiere hat, wie später (S. 466ff.) dargetan werden soll, einen merklichen Einfluß auf die Herztätigkeit, und da junge Kolonien als spärliches und kostbares Material selten zu erlangen sind, wurden aus großen Kolonien Längsstreifen mit einem scharfen Messer so stark herausgeschnitten, daß sie noch genügenden Durchtritt des Spiegellichtes erlaubten. Die Individuen dieser Stücke liegen dann lateral, zeigen das Herz in seiner ganzen Ausdehnung, und die im Innern gelegenen Individuen sind von dem Eingriff, der, um Eintritt von Luft

in die Kiemenhöhle zu verhindern, am besten unter Wasser auszuführen ist, so gut wie nicht betroffen und gestatten, zu einwandfreien Resultaten zu gelangen. Die Streifen wurden alsdann in möglichst großen Schalen, um Wasserverschlechterung zu vermeiden, untersucht. Von einer Durchlüftung mußte, wie sich bald herausstellte, abgesehen werden, da Wassererschütterungen den Herzschlag wesentlich verändern.

Ein Vorteil, den die Beobachtung der Herztätigkeit der Pyrosomen und der Synascidien gegenüber Salpen und großen Monascidien bietet, liegt darin, daß man es stets mit einer Anzahl von Individuen zu tun hat, welche im großen und ganzen unter den gleichen Bedingungen gelebt haben und bei den annähernd gleichalterigen Primärascidiozooiden gleiche Verhältnisse aufweisen. Es wurden außerdem Versuche an *Botryllus*-Kolonien angestellt, an denen einige für das Tunikatenherz strittige Punkte geklärt werden sollten. Das Experimentieren mit diesen Tieren bietet vor *Pyrosoma* insofern wesentliche Vorteile, als sie gegen Gefangenschaft weniger empfindlich sind und eine Ausschaltung jeglichen Berührungsreizes gestatten, wenn man nach Pizon (1901) alte losgelöste Kolonien auf Objektträgern festbindet, wo sie sich dann fixieren, oder in ein mit Botryllen bevölkertes Becken Glasscheiben legt, auf denen sich dann die jungen freischwimmenden Larven festsetzen und fortwachsen. So besetzte Glasstückchen, mit den darauf befindlichen Kolonien nach unten gekehrt, gestatten leicht eine Beobachtung der Herztätigkeit unter möglichst normalen Bedingungen.

Im Anschluß an die Hartmeyrsche Bearbeitung der Ascidien (1911, S. 1731 in Bronn) möchte ich erwähnen, daß die festgebundenen Kolonien arge Feinde in kleineren Fischen haben, welche unter den in Bronn zitierten fehlen. Labriden, *Serranus*, *Julis*, *Coris* und *Sargus* fressen Botryllen mit Vorliebe.

Die Pulsation.

Ursprung der Wellen.

Während wir im Herzen der Wirbeltiere bei jedem Schlage eine gleichzeitige Kontraktion der Gesamtmuskulatur vor uns haben, setzt bei den Pyrosomen wie bei allen Tunikaten jede Herzkontraktion in einem bestimmten Bezirke ein, der jeweils durch eines der beiden Herzenden repräsentiert wird. Verfolgen wir das Herz bei seiner Arbeit in einer advisceralen Reihe. In den meisten Fällen erscheint direkt am hypobranchialen Ende eine Einschnürung, die als Welle zum advis-

ceralen Herzende läuft. Des öfteren zeigen sich jedoch Komplikationen durch das Auftreten des von SCHULTZE für Salpen beschriebenen und als Regel hingestellten Kontraktionszipfels. Statt der einfachen Einschnürung am hypobranchialen Ende springt die Herzwand durch Ausstülpung ein Stück in das sich ansetzende Ventralgefäß vor. Dann wird der ausgestülpte Teil, ohne daß Stillstand der Bewegung eintritt, schnell eingezogen, gleichzeitig kontrahiert sich das hypobranchiale Ende und sendet die Welle in gewöhnlicher Weise weiter. Infolge seiner Schnelligkeit und Kleinheit ist der Kontraktionszipfel leicht zu übersehen. Seine Größe variierte in den beobachteten Fällen von minimal kleiner Ausstülpung bis zum Vorschlagen um etwa ein Viertel der Herzlänge. Da er selbst in ein und derselben Pulsationsreihe an Ausdehnung variiert und zeitweise schwindet, ist eine optische Täuschung ausgeschlossen. Es scheint, daß weniger die individuelle Veranlagung als der jeweilige Zustand der Tiere von Einfluß ist und daß bei stark irritierten Individuen der Kontraktionszipfel besonders ausgeprägt ist. Die Ausstülpung erfolgt stets ventral und bei genügender Größe legt sich der Zipfel einen Moment der Ventralwand des Hypobranchialsinus an. Ich halte es für wahrscheinlich, daß der Kontraktionszipfel es war, der DELLE CHIAJE Klappenapparate am Herzen der großen Monascidien annehmen ließ. Der Blutstrom selbst wird durch den Kontraktionszipfel oder die hypobranchiale Einschnürung einen Augenblick unterbrochen und das Blut sogar einen Moment ein wenig rückwärts gedrängt, eine Erscheinung, welche sich selbst in den Kiemengefäßen und den feinen Lacunenverästelungen an In- und Egestionsöffnung bemerkbar macht. Erst mit dem weiteren Verlaufe der Welle wird das Blut vor der Kontraktion hergetrieben und krättig in das Herz nachgesaugt. Das so entstehende ruckweise Strömen der Körperflüssigkeit ist also keine Folgeerscheinung einer Unterbrechung der Herztätigkeit; denn abgesehen von Anfang und Ende der Reihen setzt die neue Kontraktion in dem Augenblicke ein, wo die vorangehende Welle über das Herz verlaufen ist. Eben dieselben Erscheinungen finden am advisceralen Ende bei abvisceralen Pulsationen statt.

Die fortlaufende Welle.

kommt dadurch zustande, daß die an einem Herzende eingetretene Kontraktion wie bei allen Tunikaten sich als reifenförmige Einschnürung über das Herz bis zum entgegengesetzten Ende hinschiebt, so daß dadurch der Eindruck einer Wellenbewegung hervorgerufen wird. Sind die Schläge zu Anfang und Ende der Reihen verzögert, so bleibt die

einsetzende Kontraktion erst eine Zeit lang stehen, bevor sie als Welle weiterläuft. Jede Welle endet mit Systole und folgender völliger Diastole am erreichten Herzende. Letztere hält an, bis mit dem nächsten Pulse neue Systole eintritt. Die ventral sehr tief einschneidende Welle verliert sich nach der Verwachsungsstelle mit dem Darm zu allmählich, und man sieht bei seitlicher Betrachtung an der Raphe mit dem Verlauf der Welle nur ein leises Schwanken und zahlreiche von der Einschnürung ausstrahlende Fältchen, deren Aussehen und Zahl sich mit jedem Momente ändern. Daß bei gesunden Individuen durch die Kontraktionswelle ein vollkommener Verschluß im Herzlumen erreicht wird, erhellt daraus, daß bei der schnellen, kräftigen Saug- und Druckarbeit des Herzens nie Blutkörperchen durch die Einschnürungstelle hindurchtreten. Bei matten Individuen, welche längere Zeit gefangen gehalten sind, vermag die fortlaufende Welle das Herzlumen nicht mehr bis zum völligen Verschluß einzuengen, so daß häufig Blutkörperchen aus der vor der Welle liegenden in die angesaugte Blutmenge zurückschlüpfen. Mit Ausnahme der Stelle, an welcher sich gerade die fortlaufende Welle befindet, liegt bei gesunden Individuen die Herzwand dem Pericard prall an; zur Zeit der Wechselpause zeigen sich indes auf dem Herzbeutel regelmäßig eine oder mehrere leichte Einsenkungen, und es berührt an diesen Stellen die Herzwand das Pericard nicht.

Die Schnelligkeit, mit welcher die Welle über den Herzschlauch hinläuft, ist nicht an allen Stellen die gleiche. Während nach SCHULTZE (1901) bei Salpen die Welle in der Mitte des Herzens einen Moment sich verlangsamt, um dann mit der Anfangsgeschwindigkeit weiterzulaufen, ist bei den Pyrosomen in der Regel die Schnelligkeit in der Mitte des Herzens etwas größer als in der Nähe der Enden. Alle andern Erscheinungen, wie Zögern oder Stillstehen der Welle auf irgend einer Stelle des Herzens, starke Abweichungen in der Schnelligkeit an verschiedenen Herzstellen, glattes Fortschreiten der Welle in der einen Herzhälfte und holpriger Verlauf in der andern, gehören entschieden in das Gebiet der Absterbeerscheinungen. Zwischen diesen Unregelmäßigkeiten und dem normalen Verlauf finden sich je nach dem Zustande der Tiere alle Übergänge.

Die Dauer einer ablaufenden Welle habe ich nicht exakt genau festgestellt, doch da im Normalzustande nach den ersten und vor den letzten Schlägen jeder Periode die nächste Welle mit Ablauf der vorhergehenden beginnt, läßt sich aus den Frequenzen innerhalb der Reihen (S. 462) ungefähr die Dauer einer Pulsation bestimmen.

SCHULTZE konnte an normalen großen Salpenformen höchstens

zwei. VOGT (1854) bei der kleinen *Salpa mucronata-democratica* bis sieben gleichzeitig über das Herz verlaufende Kontraktionen feststellen. Bei Pyrosomen gehören Abweichungen von der erwähnten Norm, daß nur eine Welle über das Herz verläuft, zu den Absterbeerscheinungen. Nur durch bestimmte Veränderungen des äußeren Milieus (S. 475 ff.) läßt sich die Anzahl gleichzeitiger Einschnürungen auf vier bis fünf erhöhen.

Die Herzumkehr.

Betrachten wir das Herz bei einer advisceralen Periode. Die Wellen, begonnen mit der Einschnürung mit oder ohne Kontraktionszipfel am hypobranchialen Ende, gleiten bis zum advisceralen Ende über das Herz hin. Es folgen sich eine Anzahl adviszeraler Wellen, bis nach deutlicher Verlangsamung der letzten drei bis fünf Pulse die letzte Welle abgelaufen ist. Nach ihr macht das hypobranchiale Ende einen letzten vergeblichen Versuch, eine neue Welle abzusenden, indem es sich mit oder ohne Bildung des Kontraktionszipfels kontrahiert. So verharrt es während der eintretenden Wechselpause, und es verschwindet diese hypobranchiale Systole erst mit dem Einsetzen der ersten abvisceralen Welle. Ferner gehen am Ende der advisceralen Reihe Veränderungen am advisceralen Herzende vor sich. Die sonst hier auf die kurze Systole, welche durch die ankommenden advisceralen Wellen entsteht, unmittelbar folgende Diastole wird bei den letzten drei bis fünf Pulsen mehr und mehr verzögert, bis nach der Ankunft der letzten advisceralen Welle keine Diastole wieder eintritt. Es bleibt jetzt sozusagen die letzte adviscerale Welle am erreichten Herzende stecken und hält es während der folgenden Wechselpause in Systole.

Nach Ablauf der Wechselpause kommt der erste Pulsschlag der folgenden entgegengesetzten Reihe dadurch zustande, daß sich die Dauerkontraktion des advisceralen Herzendes mit oder ohne vorhergehenden Kontraktionszipfel verstärkt und einfach als erste abviscerale Kontraktion abläuft. Es folgen einige deutlich verlangsamte Schläge, bis der normale Rhythmus allmählich hergestellt ist. Bei den letzten drei bis fünf Schlägen erfolgt wieder Verlangsamung, die nach Verlauf jeder Welle am hypobranchialen Herzende eintretende Diastole wird mehr und mehr verzögert, bis sie nach Ankunft der letzten Welle ausbleibt. Das adviscerale Herzende macht nach der letzten entsandten Welle den vergeblichen Ansatz zu einer neuen in Form einer Dauerkontraktion. Die Kontraktionen beider Herzenden bleiben während der eintretenden Wechselpause, und die Umkehr erfolgt analog dem beschriebenen Übergang von advisceraler zur abvisceralen Reihe.

SCHULTZE beschreibt als Regel für das normale Salpenherz die »antiperistaltische Zuckung«. Er versteht darunter folgende Erscheinung. Kommen die Wellen in beiden Pulsationsreihen in die Nähe des von ihnen zu erreichenden Herzendes, so springt ihnen von dort her eine kleine Kontraktion entgegen, die antiperistaltische Zuckung. Gegen das Ende einer Reihe kann sie an Stärke zunehmen und sich allmählich zu einer Welle entwickeln, so daß z. B. die letzten abvisceralen Kontraktionen mit den ihnen vom hypobranchialen Herzende entgegenkommenden antiperistaltischen Zuckungswellen zu kämpfen haben. NICOLAI (1908) meint: »Es scheint demnach, daß die von SCHULTZE regelmäßig beobachteten antiperistaltischen Zuckungen unter Umständen auch fehlen können«. Bei *Pyrosoma* gelang es mir nicht, diese Erscheinung an frischgefangenen völlig gesunden Tieren festzustellen, trotzdem ich gerade diesem für die von SCHULTZE aufgestellte Erklärung der Herzumkehr wichtigen Faktor gespannte Aufmerksamkeit zuwandte. Nur nach längerer Gefangenschaft ließ sich die Erscheinung, allmählich häufiger und stärker auftretend, in allen Abstufungen konstatieren. Die antiperistaltische Zuckung ist bei *Pyrosoma* demnach ein Phänomen, das nur bei pathologischen Individuen auftritt, und gehört in das Gebiet der Absterbeerscheinungen.

Die zusammengesetzte Herzperiode.

Das Betrachten einer *Pyrosoma*-Kolonie zeigt ohne weiteres, daß die Herzen aller Individuen unabhängig von einander pulsieren, daß hier das Herz in advisceraler, dort in abvisceraler Richtung arbeitet, während an dritter Stelle gerade Wechselpause eingetreten sein kann. Kein Tier gleicht beim ersten Zusehen in seiner Herztätigkeit einem andern in Schlagzahl, Schnelligkeit und Zeitdauer der Reihen und Pausen. Ehe man der Frage nähertreten kann, welche Ursachen die Verschiedenheiten in den Pulsreihen hervorrufen mögen, sind zunächst diejenigen Punkte festzulegen, welche die eigenartige Herztätigkeit unzweideutig bestimmen, und auf sie ist näher einzugehen.

Methode.

Bei der Zartheit des Objekts kann natürlich an eine graphische Selbstregistrierung nicht gedacht werden. Unmöglich ist ferner, gleichzeitig Zahl und Zeitdauer der Reihen festzustellen. Auf diese Weise würden sich überhaupt die Wechselpausendauer und eventuelle Frequenzschwankungen innerhalb der Reihe nicht bestimmen lassen. Da mir die dauernde Hilfe einer zweiten zuverlässigen Person fehlte, welche,

während ich zählte, die genannte Zahl und die verstrichene Zeit hätte notieren können, so benutzte ich einen guten Morseapparat mit elektrisch angeschlossenem Taster, dessen Papierstreifen mit selten etwas schwankender Konstanz ablief. Ich möchte nicht versäumen, dem Leiter des Musée Océanographique, Herrn Dr. Richard für die Anschaffung des zweckdienlichen Apparates speziell für meine Untersuchungen an dieser Stelle nochmals herzlichst zu danken. Ich verfuhr in der Weise, daß mit der linken Hand bei jedem einsetzenden Herzschlage der Taster gedrückt und die entgegengesetzten Reihen beim jeweils ersten Schlage verschieden markiert wurden. Zu Anfang verfällt man dabei leicht in den Fehler, sich zu sehr an den Herzrhythmus zu gewöhnen und bei verzögerten Pulsationen den Taster zu früh zu drücken. Einige Übung hilft über diese kleine Schwierigkeit hinweg. Eine größere Schwäche dieser Methode liegt darin, daß man keine beliebig langen Tabellen aufnehmen kann; denn abgesehen davon, daß die Augen nach einer Beobachtungszeit von höchstens $1\,^1/_2$ Stunden ermüden, lief das den Papierstreifen führende Federwerk nur bestimmte Zeit. Durch wiederholtes Aufziehen des Werkes, was allerdings eine kurze Unterbrechung des Beobachtens erforderte, und durch Kontrollversuche, bei denen nur die Schläge unter dem Mikroskop gezählt wurden, ließen sich einwandfreie Resultate erlangen. Die vom Apparate gelieferten Papierstreifen, die jeden Herzschlag enthielten, waren einfach in Zeit umzurechnen, und es gelang auf diese Weise, folgende Punkte genau festzulegen:

1. Die absolute und relative Schlagzahl in den entgegengesetzten Reihen.

2) Die Frequenz innerhalb der Reihen und das Frequenzverhältnis zwischen advisceraler und abvisceraler Reihe.

3) Die Zeitdauer der Reihen.

4) Die Dauer der Wechselpausen.

Diese Faktoren bestimmen die Herztätigkeit hier wie bei allen Tunikaten vollkommen und eindeutig.

Die Schlagzahl.

Die absolute Zahl der Pulsationen.

Die einzigen Angaben hierüber finden sich bei Pavesi (1872). Auf S. 4 folgt auf seine Beschreibung der Verhältnisse in den Primärascidiozooiden: »J'ajouterai ici, comme donnée nouvelle sur la circulation des Ascidies adultes que les battements comptés par moi, chez celles-ci, furent, une fois, au nombre de 34 du côté du cloaque et de 20 du côté

de la bouche, puis de 36, 12, 34, 13 etc.; une autre fois, j'en trouvai 36, 20, 28 etc. . . Les battements complets sont toujours séparés par des pauses de durée variable et commencés ou terminés par des oscillations indécises.« Die angegebenen Zahlen sind auffallend kurz, und es scheinen die letzten Worte darauf schließen zu lassen, daß der Autor Tiere vor sich hatte, deren Herzen bereits Absterbeerscheinungen zeigten.

Das starke Variieren der Schlagzahl bei Tieren ein und desselben Stückes sowie bei demselben Individuum schließt die Aufstellung einer Norm für adviscerale und abviscerale Reihen aus. Nicht selten steigt in einem Individuum die Pulszahl sprungweise an (S. 467). Tiere, die einige Zeit in der Gefangenschaft gehalten sind, zeigen andre Verhältnisse als frische Objekte (S. 470 ff). Zwischen regelmäßigen Reihen, die numerisch verhältnismäßig wenig differieren, werden nicht selten unvermutet einige ganz kurze, von einem oder weniger Schlägen oder abnorm verlängerte eingeschoben (Tab. I). Je frischer die Versuchsobjekte, desto seltener sind derartige Abnormitäten, und ihr Auftreten bei frischgefangenen jungen Viererkolonien muß die Folge unbekannter schwerer Chokwirkungen vor oder bei dem Fange sein. Von gewissem Einfluß scheint das Alter der Tiere insofern zu sein, als die Pulszahl bei erwachsenen Tieren weniger Schwankungen unterliegt als bei jungen Knospen. Das Herz ist hier wie bei den Synascidien (PIZON 1899, 1900) im Verlaufe der Entwicklung das erste Organ, welches in seine Funktion eintritt, und zwar sind es zunächst unregelmäßig sich folgende, überaus kurze Reihen von nur zwei bis vier Pulsen. Mit zunehmendem Wachstum nimmt Pulszahl und Regelmäßigkeit zu, und schon lange vor dem völligen Auswachsen ist der Unterschied zwischen alten und jungen Individuen verwischt.

Tabelle I.
Temp.: 18,5° C.

adv.	abv.
102	114
96	110
104	109
3	1
99	104
101	112
109	111
50	42
24	7
112	115

Eine synchrone Herztätigkeit zwischen Muttertier und der noch mit ihm verbundenen Knospe konnte ich in den seltensten Fällen konstatieren. Beide Herzen arbeiten in Rhythmus sowie Umkehr und Pausenlänge vollkommen unabhängig von einander. Die von PIZON (1899) an *Botryllus* und *Botrylloides* gemachte Beobachtung, daß die Knospen synchrone Herztätigkeit zeigen mit den Mutterindividuen, vermag ich für *Botryllus* nicht zu bestätigen, wenngleich rein zufälliges gelegentliches Vorkommen wie bei *Pyrosoma* nicht ausgeschlossen ist. Zu demselben Resultate gelangte BANCROFT (1899).

Tabelle II. Temperatur: 17,7° C.

Advisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}
128	201	38,1	6,3	25,3	38,9	39,6	39,6	42,9	41,8	41,8	41,9	41,9	38,7	38,8	37,7	35,3	30,2				
126	181	41,6	4,5	20,7	33,0	40,6	43,6	45,3	46,6	47,6	47,3	47,2	47,2	44,8	44,2	41,7	33,0				
136	201	40,6	2,8	26,5	35,2	42,2	46,1	46,5	45,8	45,9	44,6	43,3	42,0	41,9	42	41,7	34	31,5			
146	207	42,3	2,6	24,1	28,9	45,2	47,7	48,3	48	47,2	47	47,7	46,1	45	44,2	44,6	43,5	44,7	24,0		
169	222	45,7	1,6	22,5	28,3	41,4	47,4	50,2	50,4	50,4	50,2	50,5	49	48,6	48,7	48,7	48,8	49,3	46,6	46	45,5
150	181	49,7	2,4	26,5	39	53,3	54,0	55,3	57,1	57,3	57,5	56,9	57,7	56,3	57,1	54,6	39,8	38,1	35,5		

Abvisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}
83	115	43,2	5,7	33,6	44,8	45,1	48,7	48,4	48	47,4	45,6	35,7	35,1					
102	120	51	6,2	39	48,6	54,2	56,1	56	55,9	55,9	54,6	52,1	49,6	47,7	41,8			
124	155	48,1	7,2	36,7	45,7	53	54,3	53,9	53	51,3	49,9	49,5	49,8	47	46,6	46,1	37,0	
141	170	49,7	3,2	45,1	48,6	51,8	53,5	52,6	52	52,3	52,3	52,6	51	49,3	49,4	47,9	47,6	39,0
131	134	58,4	3,1	48,6	62,3	61,6	61,8	61,8	62,3	61,6	60	59,1	56,9	58,3	56,5	54,2	53,2	
131	158	49,6	1,8	38,9	46,9	49,8	52,5	52,6	52,6	52	52,8	52,6	52,1	50,7	48,9	47,3	45,3	

Tabelle III. Temperatur: 18,4° C.

Advisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8
77	103	45	1,6	36,9	40,7	44	44,5	44,8	54,2	52	51	35
30	46	39,1	0,9	26,4	46,9	46,3	36,9					
72	103	42,1	1,1	24,8	43,4	47,6	46	46	45,8	44,6	44,5	36,2
40	53	45	0,8	27,0	38,8	39,9	59,1	53,5	51,6			
34	43	47,4	0,9	28,6	48,6	50,5	55,3	54,1				
54	65	49,4	0,9	35,8	45,5	52,4	53,8	53,2	53,8	51,5		
19	30	38	0,8	23	44,5	46,4						

Abvisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}
98	101	58,5	5,7	58,7	60,2	62	63,2	62,3	61,7	60,9	60,4	59,7	60	56,5							
167	185	54,1	1,5	49	57,1	61,4	61,8	62	62,3	60,2	56,3	54,9	55,1	54,9	55,7	53,4	55,7	49,6	48	47,1	29,1
168	173	58,4	5,2	61,8	63,7	63,7	63,5	65	62,8	60,8	60,4	60	58,5	60,1	56,6	56,9	55,3	54,7	54,6	45,8	46
77	77,1	59,9	6	77	62,8	62,6	61	60,7	59,7	60	55,7	39,4									
112	118	56,8	3,8	73,2	65	65,9	65	64	63,7	62,4	60,8	61,8	54,8	51,5	50,7	42,9	33,7				
119	121	58,9	4,3	69,1	68,9	66,2	64,7	63,7	64	62,3	58,3	56,7	51	49,5	47,2	44,2					
125	138	54,3	4,3	76,3	67,2	64,5	60,7	58,9	55,3	54,0	54,2	49,7	49,2	46,3	40,5	37,6	45,1				

Die relative Zahl der Pulse in ad- und abvisceraler Reihe.

Nach allen bisherigen Untersuchungen, zu nennen sind in erster Linie ROULE (1884), LAHILLE (1890) und SCHULTZE (1901), überwiegt im Tunikatenherzen die Zahl der advisceralen Pulse über die abvisceralen. Aus PAVESIS Angaben (vgl. S. 458) scheint für *Pyrosoma* das umgekehrte Verhalten zu erhellen.

Meine zahlreichen Aufzeichnungen über *Pyrosoma* ergaben bei jungen und alten Kolonien sowie Tieren der verschiedensten Altersstufe, daß im Normalzustande die Zahl der abvisceralen Pulse stets bald mehr, bald weniger überwiegt (Tab. I, III). Unvermittelt tritt bei einem Tiere hin und wieder eine zeitlang das Gegenteil ein, und ähnlich ist nicht selten bei einigen Individuen desselben Stückes die advisceralе Schlagzahl ohne erkennbare Ursache die höhere (Tab. II). Diese Ausnahmefälle zeigen, wie leicht bei Tunikaten Vernachlässigungen zu Irrtümern führen, und daß sich einwandfreie Resultate nur an der Hand zahlreicher Tabellen finden lassen. Die mögliche Umkehr des Verhältnisses advisceraler zu abvisceraler Pulszahl wird im Kapitel über Sauerstoffmangel erörtert. An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß sich zwischen stark prädominierender advisceraler und anderseits abvisceraler Pulszahl alle Übergangsstufen finden lassen.

Die Zeitdauer der einzelnen Reihen

unterliegt ebenfalls sehr beträchtlichen Schwankungen. Sie ergibt sich aus der Anzahl der Pulse (S. 458ff.) und der berechneten Minutenfrequenz (S. 462ff.).

Die Frequenz in den Reihen.

Frequenzschwankungen innerhalb der Reihen.

Untersuchungen über diesen Punkt der Tunikatenherztätigkeit liegen bisher allein allein von NICOLAI (1908) vor. Schon die Beobachtung ohne den Hilfsapparat zeigt deutlich, daß die ersten und letzten Schläge jeder Reihe langsamer erfolgen als die übrigen. SCHULTZEs Theorie (1901, S. 305) fordert, daß am Ende jeder Reihe eine allmähliche Verlangsamung eintritt, und der Autor sagt selbst: »Eine Verlangsamung der Herzschläge konnte am verletzten Tier zwar häufig, aber durchaus nicht immer mit Sicherheit festgestellt werden.« NICOLAI (1908, S. 102) leugnet jede Verlangsamung am Ende der Reihen. Nach seinen Angaben steigt die Frequenz, bis sie nach 20 Pulsen annähernd stabil wird.

Das Verhalten im Pyrosomenherzen mögen vorstehende Tabellen (S. 460 und 461) illustrieren (Tab. II und III).

In ihnen bedeuten n Anzahl der Schläge, t Zeitdauer der Reihen in Sekunden. fr die minutiöse Durchschnittsfrequenz $\left(= \frac{60 \cdot n}{t}\right)$ und die folgenden f_{1a} und f_{1b} die Minutenfrequenz der Schläge 1—6 und 6—11 und die folgenden f_2, f_3 usw. die Minutenfrequenzen von je 10 weiteren Pulsationen. Aus den am Ende der Reihen bleibenden Schlägen, z. B. 121—128 ist dann die berechnete Minutenfrequenz mitgeteilt.

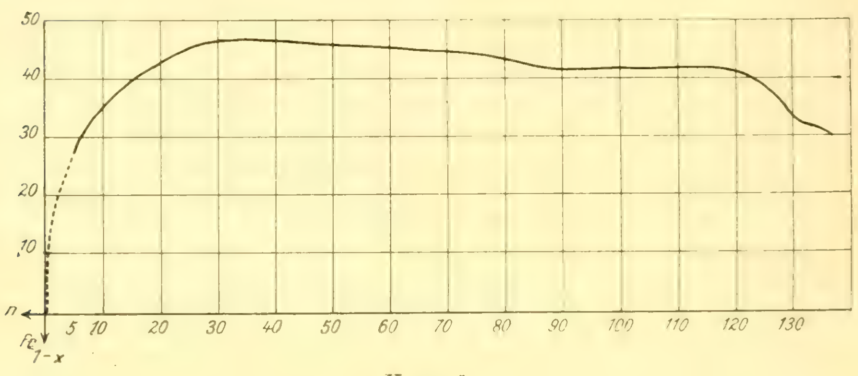
Es beweist die Tab. II, welche das gewöhnliche Verhalten illustriert, folgendes. Jede Reihe beginnt mit geringer Frequenz, erreicht dann ein Maximum, das während einiger Zeit beibehalten werden und zu einer zeitweisen Konstanz im Verlaufe der Reihen führen kann, und gegen das Ende stellt sich die von SCHULTZE geforderte Verlangsamung, allmählich stärker werdend, mit voller Deutlichkeit ein. Die Lage des Maximums in den Reihen ist verschieden, fast ausnahmslos indes dem Anfange näher als dem Ende. Es kann sogar soweit kommen (Tab. III abv.), daß die Reihen mit Maximalfrequenz beginnen und fortschreitenden Fall zeigen. Eine bemerkenswerte, mehrfach beobachtete Tatsache fällt mit besonderer Deutlichkeit in Tab. III auf, nämlich ein verschiedenes Verhalten des Beginns der ad- und abvisceralen Reihen. Es fangen die abvisceralen Reihen mit einer höheren Frequenz als die advisceralen Reihen an, selbst wenn letztere numerisch überwiegen (Tab. II). Ein ähnliches Verhalten des Salpenherzens ist durch NICOLAI bekannt geworden: »Es scheint, als ob meist die Frequenzzunahme in der abvisceralen Pulsreihe ausgesprochener ist (S. 105).« *Botryllus* zeigt etwas andre Verhältnisse und gleicht den untersuchten Salpen darin, daß nach 10—20 Schlägen allmählich ein Maximum erreicht wird, das sich annähernd konstant erhält. Allein auch hier setzt mit den letzten 10—15 Schlägen ein zunehmendes Sinken der Frequenz ein. SCHULTZEs Befunde an Salpen, daß die Wechselpause des öfteren ohne vorherige Schlagverlangsamung einsetzt, gelten ebenso für diese Synascidien. Folgende Kurven stellen die beschriebenen Verhältnisse graphisch dar (s. Kurve 1 u. 2, S. 464). Starke Frequenzschwankungen in den Reihen sind die Folgen kräftiger Reize, Verletzungen oder Absterbeerscheinungen.

Die Durchschnittsfrequenz in ad- und abvisceralen Reihen.

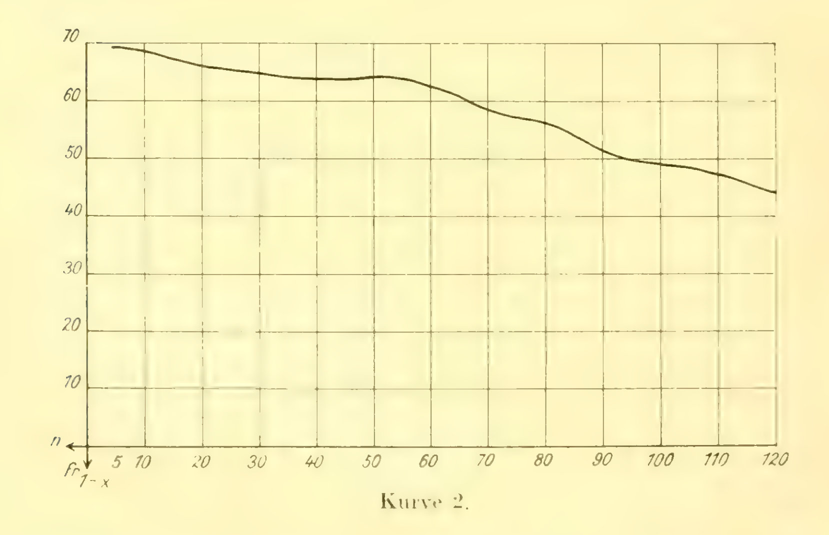
ROULE (1884) konstatierte bei *Ciona intestinalis* eine schnellere Pulsfolge in den längeren advisceralen Reihen. KRUKENBERG (1880)

erwähnt dasselbe für Salpen. SCHULTZE (1901) widerlegt ihn damit, daß die Frequenz in den ab- und advisceralen Reihen im allgemeinen die gleiche ist, und zu demselben Resultat gelangt HUNTER (1903) bei *Molgula mahattensis*.

Aus den angegebenen Tabellen (II, III) geht hervor, daß bei *Pyro-*



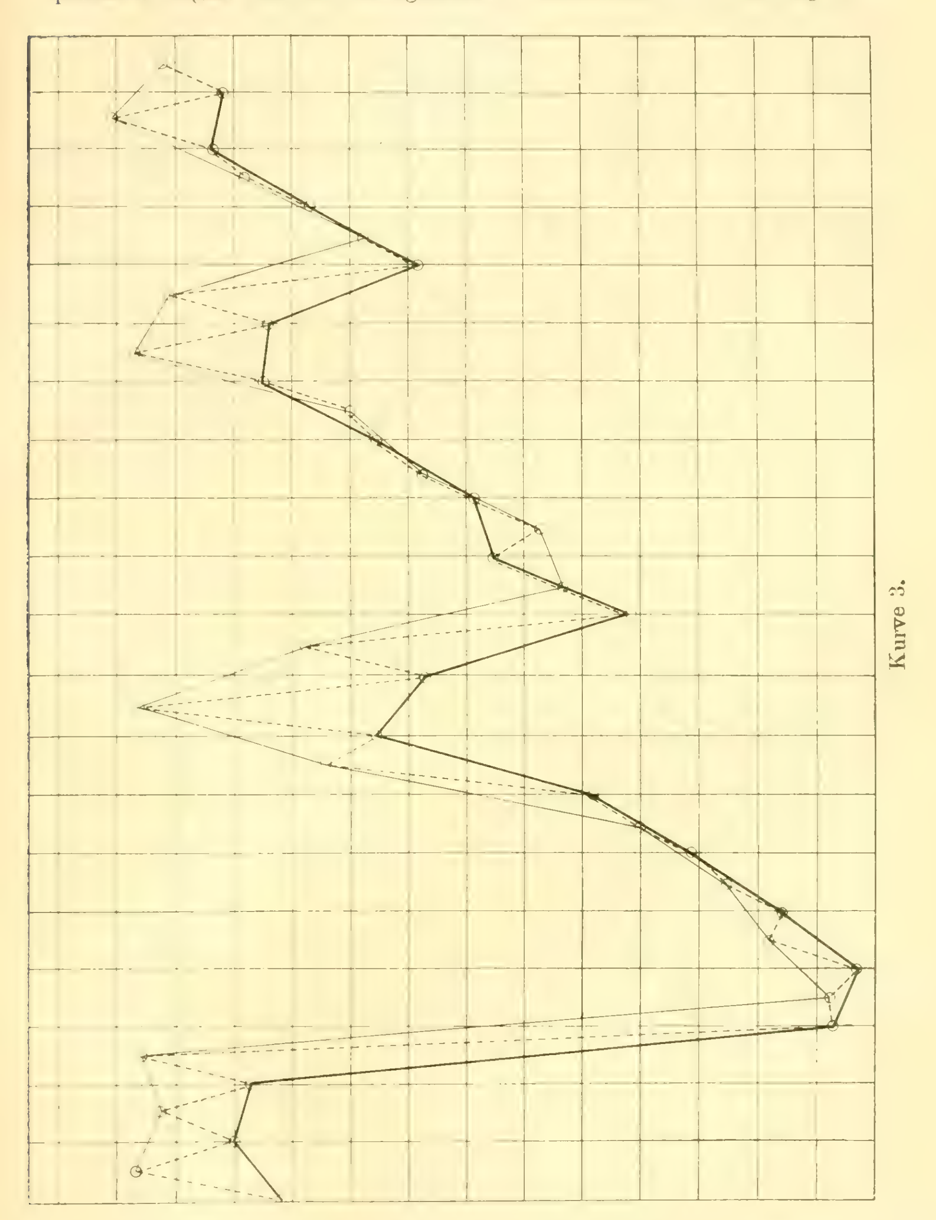
Kurve 1.



Kurve 2.

soma die Frequenz der abvisceralen Reihen die der advisceralen Reihen stets etwas überwiegt. Der Unterschied vermindert sich, je lebensfrischer die untersuchten Objekte sind. Die schnellere durchschnittliche Schlagfolge in der abvisceralen Reihe tritt auch dann meist auf, wenn die Tiere aus unbekannten Gründen eine höhere advisceralen Schlagzahl (Tab. II) zeigen. Ausnahmefälle zeigen höhere Frequenz

der adviseralen Pulse. Die sich folgenden zusammengesetzten Herzperioden zeigen mit der Gefangenschaft zunehmende Schwankungen in



Kurve 3.

der Durchschnittsfrequenz, und nur selten findet man zwei aufeinanderfolgende gleichgerichtete Pulsationsreihen mit gleicher Schlagfolge.

Außer dem Gasgehalt des Wassers (S. 470) und der Temperatur (S. 475) scheinen äußere, das Tier treffende Reize wirksam zu sein, indem sie eine Verlangsamung hervorrufen können.

Wechselpause und Pausen.

Die Dauer der nach jeder Pulsreihe eintretenden Wechselpause ist starken Schwankungen unterworfen. Sie beträgt von nicht ganz eins. bis zu sechs, selten sieben Sekunden. Nach längerer Gefangenschaft kann sie bedeutend vergrößert erscheinen oder vollkommen zwischen zwei entgegengesetzten Reihen verschwinden. Eine Verlängerung der Pause nach den Pulsreihen in einer Richtung ließ sich einige Male konstatieren (Tab. III, S. 461). Die Wechselpausenlänge ist abhängig von der Temperatur.

Pausen finden sich im normalen Tiere zu Anfang und Ende jeder Pulsreihe zwischen den ersten bis vierten Schlägen. Das unvermittelte Auftreten von Pausen innerhalb der Reihen wird durch hohe Temperatur und längere Gefangenschaft gefördert.

Wirkung von die Körperoberfläche treffenden Reizen auf die Herztätigkeit.

Da junge Kolonien leicht aus dem Gesichtsfelde fortrollen, lassen sich mechanische Reize an ihnen schwer studieren. Es wurde so verfahren, daß auf Individuen geschnittener Stücke mit fein ausgezogenen Glaskapillaren ein leiser Druck ausgeübt oder der ausgestülpte Ventraltentakel berührt wurde. Das Resultat eines derartigen Versuches demonstriert Tab. IV und Kurve 3.

Infolge des Reizes sinkt die Schlagzahl augenblicklich, gleichgültig, ob man ihn zur Zeit der Wechselpause oder im Verlaufe einer Reihe appliziert. In letztem Falle macht das Herz nur noch wenige Schläge, und dann folgt nach eingetretener Wechselpause eine stark verkürzte Reihe. Sprungweise steigen die Schlagzahlen der folgenden Reihen an, zuerst schneller und dann langsamer, bis die ursprünglichen Verhältnisse ungefähr erreicht sind. Wartet man nach dem Berühren, bis annähernde Konstanz wieder eingetreten ist, so verursacht ein zweites und hierauf ein drittes Berühren in sinkendem Umfange eine Verkürzung. Die beigegebene Kurve zeigt das Gesagte. Weitere Reize, hinter dem dritten appliziert, sind ebenso wirkungslos wie ein dem ersten in kurzem Abstande folgender. Zur Erreichung des Effektes ist es durchaus notwendig, ganz frische Tiere zu verwerten; denn schon einige Stunden der Gefangenschaft genügen, schwache Reize erfolglos zu

machen. Zu starke Berührungen und Verletzungen können vorübergehende Unregelmäßigkeiten und selbst zeitweise Sistierung der Herztätigkeit hervorrufen. Da Wasserbewegung den Herzschlag wie schwache Reize modifiziert, mußte von Durchlüftung abgesehen werden.

Andrerseits läßt sich die Herztätigkeit nach eben eingetretenem Herzstillstande durch Berührung der Körperoberfläche wieder für kurze Zeit, freilich mit starken Unregelmäßigkeiten, hervorrufen. Dieselben Dienste leistet Einwerfen in Süßwasser, was sich mit demselben Versuchsobjekte mehrmals wiederholen läßt, wenn man es es abwechselnd in Meerwasser zurückgibt. Hier setzt die Herztätigkeit sofort wieder aus. Ob dabei der veränderte Chemismus des Wassers als solcher empfunden wird oder ob nur die mechanische Wirkung der entstehenden Diffusionsströmungen und der veränderte osmotische Druck in Betracht kommt, wäre noch zu untersuchen.

Tabelle IV.
Temp.: 18° C.

adv.	abv.
102	127
111	123
108	126
7	8
3	18
16	25
31	40
48	94
85	126
72	97
41	53
65	57
68	77
85	90
105	127
104	121
78	87
96	107
114	130
112	122

Beim Zerschneiden der Kolonien wurde öfters das Herz mitgetroffen. Die beiden Stücke eines durchgeschnittenen Herzens pulsieren nach dem Erholen von der Chokwirkung nur von den Enden nach der Mitte zu. Durch einen glücklichen Zufall wurde in einem Falle die Darmschlinge, das rechte Kiemenblatt und das linke bis in die Nähe des advisceralen Herzendes weggeschnitten, so daß das Herz hier direkt mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stand. Es begann nach einiger Zeit unregelmäßig in alternierender Richtung zu pulsieren.

Ein leichteres Experimentieren gestatten Botryllen, wo beim Oozoid und den Ascidiozooiden Klopfen auf das mit ihnen besetzte Glasstück dieselbe Wirkung wie Berührung zeitigt. Interessant ist, daß diese Erscheinung fast stets auftrat, wenn ein Infusor oder kleiner Kruster, die zahlreich auf den fixierten Kolonien leben, ein Individuum, das einige Zeit unbehelligt geblieben war, durch Hinkriechen über die Ingestionsöffnung zum energischen Kontrahieren zwang. Es ist deshalb ratsam, beim Untersuchen des Herzschlages der Tunikaten die störenden Bewohner nach Möglichkeit zu entfernen.

Welches ist die Ursache dieser merkwürdigen Reihenverkürzung

durch Berührung? Es bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist die Veränderung der Pulsreihen eine Folge von Blutdruckveränderungen im Tierkörper, hervorgerufen durch die dem Reize unmittelbar folgende ganze oder partielle Kontraktion der Körpermuskulatur, oder sie ist reflektorischer Natur. Dem Fachmann wird die Theorie LAHILLES (1890) bekannt sein, daß infolge ungenügenden Abflusses im jeweilig arteriellen Lacunensystem der Blutdruck ständig wächst und nach allen Seiten hin, also auch in der Richtung zurück auf das Herz, sich immer stärker geltend macht, und daß in dem Moment, wo der Gegendruck des Blutes dem Druck gleich wird, den das Herz durch seine Kontraktionen auszuüben vermag, das Herz zum Stillstande und schließlich zur Peristaltik in entgegengesetzter Richtung gezwungen wird. Unter den Experimenten, durch die der Autor seine Theorie zu erhärten sucht, zeigen Versuch 7 (Pulszahlen vor und nach einer Verwundung bei *Phallusia*) und 9 (Abschneiden der ganzen Ingestionsöffnung) deutlich die für *Pyrosoma* beschriebenen Reizwirkungen. Am Ende von Versuch 7 findet sich (S. 296) drei Stunden nach der Operation: »Le nombre de pulsations est remonté a celui du debut. La présence ou l'absence du ganglion nerveux ne semble avoir aucune influence sur le rythme du coeur«. Auf die Erklärung der Reihenverkürzung durch LAHILLE kann ich nicht näher eingehen, jedenfalls macht er eintretende Blutdrucksveränderungen dafür verantwortlich. PIZON (1899/1900) schließt sich dieser Ansicht an. Die Theorie LAHILLES ist von SCHULTZE (1901, S. 300ff.) theoretisch und experimentell widerlegt worden. Für Veränderungen der Schlagzahl bei Verletzungen hat er die Erklärung, »daß es ausschließlich, auch im Falle der Enthirnung die Verletzung an sich und nicht eine Abhängigkeit vom Centralnervensystem ist, welche die Pulsationsreihen verkürzt.« Darauf, daß seine Exstirpationsversuche des Ganglions nicht glücken konnten, weil er durch das dabei gehandhabte Feststecken der Individuen einen permanenten, den Herzschlag modifizierenden Reiz einschaltete, machte NICOLAI (1908) aufmerksam. Er fand, daß leise Berührung jeder beliebigen Körperstelle denselben Effekt wie Verletzungen hat. Infolge Mangels an Versuchsobjekten konnte er das Reizcentrum nicht feststellen, vermutet indes eine Reflexwirkung. CARLSON (1906) zitiert unveröffentlichte Untersuchungen LINGLES, der bei *Molgula* und einigen andern bei Reiz oder Verletzung eine Sistierung der Herztätigkeit für kurze Zeit konstatierte und mit der Möglichkeit einer indirekten Hemmung infolge der Kontraktion des Tieres rechnet.

Da mir bei meinem Aufenthalte in Villafranca *Salpa Africana-*

maxima in genügender Anzahl zur Verfügung stand, suchte ich dieser Frage näherzutreten, und stellte, da Curarelähmung wegen direkter Beeinflussung des Herzschlages zu keinen Resultaten gelangen ließ, folgendes, oft wiederholtes Experiment an. Frischen Salpen, die deutlich die Herzreaktion zeigten, wurde mit einer feinen Pipette das Ganglion entfernt. Sofort hörten die rhythmischen Muskelkontraktionen der Tiere bis auf minimale Bewegungen der In- und Egestionsöffnung auf, und die Reaktion war Schlagzahlverkürzung. Nachdem der Herzschlag allmählich wieder normal geworden war, wurden an den verschiedensten Körperstellen zu verschiedenen Zeiten mechanische Reize durch Berührung oder Einschnitte appliziert, ohne daß es dadurch gelungen wäre, eine deutliche Verkürzung der Pulsreihen auszulösen. Der Blutverlust kommt bei dem Eingriff kaum in Betracht, da nur wenig Flüssigkeit aus dem Stichkanal tritt und die Einstichöffnung sich oft wieder verschließt. Während der ganzen Beobachtungszeit befanden sich die Tiere frei beweglich in großen Glasschalen in einer Temperatur von 15°—18° C. Die Herztätigkeit ließ sich mit bloßem Auge hinreichend beobachten. Die Beeinflußung der Herztätigkeit durch der Körperoberfläche applizierte mechanische Reize ist demnach ein Reflektionsvorgang, dessen Centrum das dorsale Ganglion ist.

Wie wir uns die Leitung dieses Reflexes vom Centralnervensystem zum pulsierenden Organ vorzustellen haben, darüber läßt sich bei den bisherigen negativen Versuchen, bei Tunikaten zum Herzen laufende Nerven nachzuweisen, nichts sagen. Jedenfalls darf uns das Versagen unserer technisch-histologischen Mittel nicht von einer durch das Experiment notwendig gewordenen Folgerung abhalten.

Auf Grund der Tatsache, daß der Herzrythmus nach der Isolierung des Herzens schneller ist als im Tiere, glaubt Carlson (1906) sogar vom Ganglion zum Herzen gehende, dem Vagus entsprechende Hemmungsnerven annehmen zu müssen. Erwähnen möchte ich an dieser Stelle noch die Befunde Hunters (1903) an *Molgula*, welche ebenfalls auf eine Abhängigkeit der Herztätigkeit vom Centralnervensystem schließen lassen. Nach ihm übt die Behandlung mit Nervengiften bei ganglienlosen Tieren einen andern Einfluß auf die Herzrythmik aus als bei Normaltieren, während Muskelgifte in beiden Fällen dieselbe Wirkung zeitigen.

Daß durch reflektorische Übertragung der applizierten Reize auf das Herz auch die Größe des Kontraktionszipfels (S. 454 ff.) und die Frequenz (S. 466 ff.) beeinflußt werden kann, wurde bereits hervorgehoben.

Wirkung von Sauerstoffmangel und Stoffwechselprodukten.

Schon den Untersuchern der großen Ascidien fielen die Veränderungen der Herztätigkeit bei demselben Individuum nach längerer Gefangenschaft auf. KRUKENBERG (1880), LAHILLE (1890) und SCHULTZE (1901) stimmen darin überein, daß die Schlagzahl mit der Verschlechterung des Atemwassers wächst. Über die Veränderung der Schnelligkeit des Herzrhythmus gehen die Ansichten auseinander. LAHILLE betont, daß keine Frequenzänderung mit der Verlängerung der Pulsreihen eintritt, während SCHULTZE eine Beschleunigung des Herzrhythmus nachweist. Drittens überwiegt nach LAHILLE die Zahl der advisceralen Pulse in schlechtem Atemwasser die der abvisceralen Pulse mehr als im Normalzustande. Für *Pyrosoma* waren die drei erwähnten Punkte festzulegen und zu ergründen, ob die Ursachen eventuell veränderter Herzrhythmik im Sauerstoffmangel oder einer Ansammlung von Stoffwechselprodukten im Wasser liegen.

Schon die Beobachtung namentlich von ganz jungen *Pyrosoma*-Stöckchen, frisch und längere Zeit nach dem Fange, ergab weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden der zitierten Forscher. Um die eventuellen Wirkungen von Stoffwechselprodukten auszuschalten, wurden die Tiere nach Aufzeichnung ihrer Normalherztätigkeit in ausgekochtes Seewasser, das durch ebenfalls gekochtes destilliertes Wasser wieder auf sein Anfangsvolumen gebracht war, mit oder ohne Abschluß durch chemisch reines Öl in möglichst große Schalen gelegt, und so der direkte Einfluß von Sauerstoffmangel bestimmt. Durch Kochen des Seewassers werden indes die Bikarbonate in Karbonate verwandelt, die Kohlensäure entweicht, und der Alkaligehalt des Seewassers steigt infolgedessen. Deshalb wurden, um einen eventuellen Einfluß des veränderten Chemismus auszuschalten, Kontrollversuche mit Seewasser angestellt, welches durch einen langdauernden mit KOH und $KMnO_4$ gewaschenen Wasserstoffstrom aus dem Apparat nach KIPP — Wasserstoff verhält sich bekanntlich sehr indifferent gegenüber tierischen Organismen — sauerstoffrei gemacht worden war. Es ist, um einwandfreie Resultate zu erhalten, unumgänglich notwendig, mit reinem Wasserstoff zu arbeiten. Gehen geringe Säuremengen mit über, so tritt sehr bald eine wachsende Verkürzung der Reihen ein. Zur Kontrolle der Neutralität des angewandten Wasserstoffs empfiehlt es sich, hinter den Waschflaschen das Gas einen Indikator (Neutralrot) passieren zu lassen. In beiden Fällen der Versuchsordnung waren die Resultate gleich. Um störende Einflüsse auszuschalten, ist darauf zu

achten, daß das Objekt in Wasser von derselben Temperatur übertragen und die Beobachtung zur Ausschaltung der Reizwirkung erst einige Zeit nach der Übertragung begonnen wird. Folgende Tabellen geben die Resultate zweier der angestellten Experimente (V a und V b, S. 471, 472 und 473).

Tabelle Va. Herzschlag vor der Erstickung.
Temperatur: 17,5° C.

abv.				adv.			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
125	172	43,5	2,1	115	161	42,8	4
128	189	40,7	6	110	165	40	2
143	207	41,5	2	119	182	39,3	1,7
131	186	42,2	1,8	62	95	39	2,2
153	211	43,5	1,2	114	161	42,4	1,7
154	232	39,9	3	101	150	40,3	5

Hieraus gehen ohne weiteres folgende Tatsachen hervor. Durch den Sauerstoffmangel findet eine allmähliche Steigerung der Herzfrequenz sowohl in den ad- wie abvisceralen Reihen statt. Eine Erhöhung der absoluten Pulszahl tritt allein in der advisceralen Periode auf, während sie sich in der entgegengesetzten eher vermindert. Die gesamte Herzperistaltik zeigt eine deutliche Tendenz, advisceraIe Wellen hervorzubringen, und die wenigen eingeschobenen abvisceralen Pulse erscheinen oft nur als Unterbrechung einer einzigen langen advisceralen Periode. Mehrfach wurden über 1000 ununterbrochene advisceraIe Pulse gesehen. Es überwiegen also bei eintretender Atemnot die advisceralen Schlagzahlen über die sonst höheren abvisceralen. Diese bemerkenswerte Erscheinung ist ein weiterer Beleg dafür, daß die Herztätigkeit bei Tunikaten durch äußere Einflüsse modifiziert werden kann und herzregulierende Nerven angenommen werden müssen. Ferner deutet sie darauf hin, daß dem Tunikatenblute trotz bisher mangelnder chemischer Untersuchung eine respiratorische Rolle zuzuschreiben ist.

Im Laufe des Versuches tritt naturgemäß eine allgemeine Erschöpfung ein, und es zeigen sich in den hohen Reihen später starke Frequenzschwankungen und mehr und mehr die Symptome, die in dem Kapitel über Absterbeerscheinungen (S. 479) gewürdigt werden.

Reines Kohlendioxyd erwies sich als überaus starkes Gift für die

Tabelle Vb. Herzschlag desselben Tieres

Richtung	n	t	fr	P	Frequenzen in										
abv.	7	7,5	56	1,3											
adv.	966	1061	54,6	1,2	34,7	40,6	47,0	41,7	43,3	44,1	43,7	44,3	44,5	44,4	44,6
					53,9	52,8	52,8	53,7	52,6	53	52	54,4	52	52,6	52,3
					58,5	58,9	59,5	60,4	59,9	58,9	54,8	53,7	54,4	53,2	56,5
					64,2	64,9	63,3	66,6	66,1	55,3	51,6	54,4			
abv.	17	19	53,6	1,1	47,4	53,9	59,3								
adv.	222	211	63,2	1,5	51	52,6	56,5	59,6	59,6	66,3	68,9	68,7	70,3	70,2	69,4
abv.	65	67	59,6	4	63,7	57,9	64,8	61,1	59,3	63,5	63	43,2			
adv.	379	360	63,1	1,4	29	55	60	57,5	61	61,7	60,7	66,6	65,9	66,6	6,3
					66,6	66,6	65	62,8	49,8	53,2	51,8	59,6	54,4		
abv.	13	14	55,6	1,1	56,7	58,3	51,8								
adv.	2	2,5	48	0,9											
abv.	3	3	60,4	1,4											
adv.	77	83	55,4	1,6	54,4	59,6	56,3	57,9	57	57,9	56,7	52	46,8		
abv.	5	6,9	43,2	1,1											
adv.	39	46	51,7	1,4	47,7	48,9	51	56,7	51,6						
abv.	?	?	?	?	49,5	51,3	61,8	52,8	33,3	31,1	24,8	22	13,2	22,7	8,8

Tiere. Versuchsobjekte, welchen bei Zimmertemperatur gesättigtes Wasser gegeben wurde, stellten nach zwei bis vier oft krampfartigen Kontraktionen jegliche Herztätigkeit ein, wie das isolierte, von CO_2-gesättigtem Blute durchspülte Wirbeltierherz infolge Reizung der Vagusendigungen (v. Cyon, 1888).

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn man die Versuchsobjekte längere Zeit in demselben Atemwasser läßt, ohne den Sauerstoff auszutreiben. Die Frequenz steigt auch hier in beiden Reihen allmählich, numerisch jedoch wachsen beide Reihen zunächst an, wobei die abviscerale Reihe zuerst eine höhere Schlagzahl behält. Erst später nähert sich die Anzahl der advisceralen Pulse den abvisceralen und überholt dieselbe schließlich, so daß das Verhältnis ab-: adviszeraler Pulszahl ebenfalls umgekehrt wird. Danach kann ein Rückgang der Schlagzahl in der abvisceralen Reihe erfolgen, bevor sich die Absterbeerscheinungen einstellen.

Vielleicht lassen sich damit einige von mir beobachtete Fälle in Einklang bringen. Herausgeschnittene Koloniestücke wurden mehrmals 32 Stunden und länger, eine Anzahl junger Kolonien Mitte Mai

in sauerstoffreiem Wasser. Temperatur: 17,5° C.

den Reihen																		
45,1	45,2	45,3	45,6	46,1	46,9	48	48,9	48,9	50,2	50,5	51,8	51,8	52,1	51,5	51,8	51,3	53,7	54,4
53,5	54,2	56,3	56,5	58,3	58,1	56,7	54,4	53,9	47,3	49	49,8	54,4	55,1	57,3	57,8	57,5	57,6	57,6
56,3	56,5	59,8	57,9	58,8	58,5	61,9	60,7	56	59,1	63,3	54	57	60	63	62	63,3	60	61,4
67,2	67,2	66,8	66,6	65,8	64	63,3	62,3	60,9	58,3	56,5	60,6							
65,3	69,1	69,4	71,9	70,7	67,4	71,6	71,2	70,5	65	58,7	68	67,2	65	62	68	65,3	65,8	68,6
12,5	11,2																	

40 Stunden in Bechergläsern voll mit Ulva besetzten frischen Meerwassers derart aufbewahrt, daß sie, in ein Aquarienbecken gestellt, dauernd durch umfließendes Wasser kühl erhalten wurden und genügend Licht zur Ermöglichung starker Assimilation einfiel. Fast ausnahmslos zeigte das Herz nach Verlauf der angegebenen Zeit ein abnormales starkes Prädominieren, wie es die nebenstehende Tabelle VI zeigt. Dieses merkwürdige, in dem einen Fall bei sämtlichen fünf jungen in demselben Pokal aufbewahrten Kolonien sich zeigende Vorherrschen der abvisceralen Schlagzahl muß bei der guten Durchlüftung unabhängig von Atemnot sein und ist möglicherweise bedingt durch im Wasser angesammelte Stoffwechselprodukte. Es gelang nur in einem Falle durch Einbringen in sauerstoffreies Wasser ein schwaches Überwiegen der advisceralen Pulse zu erzielen. Bei den übrigen vier Kolonien wurden durch geringes Steigen der advisceralen und starkes Herabmindern der abvisceralen

Tabelle VI.
Temp.: 19° C.

abv.	adv.
278	1
992	3
172	31
217	23
577	48
428	2
374	22

Pulse nur annähernd normal zusammengesetzte Pulsationsreihen erzielt.

Vergleichen wir diese Resultate mit denen, welche an Versuchsobjekten in demselben Atemwasser ohne Durchlüftung gemacht sind. Bloßer Sauerstoffmangel könnte hier nur Steigen der advisceralen Pulszahl verursachen. Daß indessen auch in den abvisceralen Reihen zunächst die Pulszahl wächst, mag wie bei den mit Ulva aufbewahrten Tieren an der Wirkung von Stoffwechselprodukten liegen. Das gleichzeitige numerische Anwachsen beider Reihen ist die Doppelwirkung von Sauerstoffmangel und Stoffwechselprodukten. Infolge der stärkeren Wirkung der Atemnot tritt hinterher eine Prädominanz der advisceralen Pulse ein.

Leider konnten diese Fragen infolge späterer Ergebnislosigkeit der Fänge nicht völlig geklärt werden, und die Ausführungen des letzten Abschnittes über die wahrscheinliche Wirkung der Stoffwechselprodukte bedürfen weiterer Forschung. Sicher zeigen uns die Befunde, daß durch Veränderungen der Umgebung, die wahrscheinlich den Chemismus des Wassers betreffen, das Verhältnis ad- zu abvisceraler Schlagzahl verschoben werden kann.

Ähnlich ist das Verhalten von Botryllen bei Atemnnot. Infolge der geringeren Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel bei diesen festsitzenden Tieren gegenüber den flottierenden Pyrosomen tritt bei Erstickung ein Überwiegen der advisceralen Pulszahl wesentlich später ein. Die advisceralen Reihen wuchsen auch dann, wenn ihre Schlagzahl vor dem Einbringen in sauerstoffarmes Wasser bereits die höhere war. Ein andrer Punkt trat bei diesen Tieren infolge der langsam eintretenden Verkleinerung der abvisceralen Schlagzahl deutlicher hervor als bei Pyrosomen, nämlich eine Verschiebung des Verhältnisses der Frequenzen in den entgegengesetzten Schlagreihen. Während unter normalen Bedingungen die Frequenz der längeren abvisceralen Reihen um ein weniges höher ist als in den entgegengesetzten, wird einige Zeit nach dem Übertragen in sauerstoffreies Wasser der Wert der Durchschnittsfrequenz in der advisceralen Reihe merklich höher als in der abvisceralen.

Mit der Tatsache, daß auch hier Sauerstoffmangel die advisceralen Pulse zum numerischen Überwiegen bringt, läßt sich eine meiner Beobachtungen an in demselben großen Steinbecken gehaltenen Botryllen erklären, welches durch einen starken Strom Meerwasser dauernd gespeist wurde. Während im Dezember und Januar die Zahl der abvisceralen Pulse fast durchweg dominierte, war im Mai das Umgekehrte

der Fall. Es ist wahrscheinlich, daß dieser auffallende Unterschied durch den zu beiden Zeiten verschiedenen Sauerstoffgehalt des Wassers bedingt worden ist. Leider habe ich im Winter die Temperatur des Beckens nicht gemessen, doch ist anzunehmen, daß mit der im Mai schon recht hohen Wassertemperatur die Löslichkeitsfähigkeit für Gase im Meerwasser und damit der Sauerstoffgehalt bis unter die Schwelle gesunken ist, oberhalb welcher in den Herzen der Botryllen der Bruch ab-: adviscerale Schlagzahl größer als eins ist.

Einfluß der Temperaturveränderung auf das Herz.

Dieser Punkt ist am Tunikatenherzen bisher wenig experimentell untersucht worden. KNOLLS (1903) Angaben über *Ciona intestinalis*, *Phallusia mentula* und *Salpa maxima*, *pinnata* und *bicaudata* sind kurz folgende. Mit ansteigender Temperatur wächst die Energie und Frequenz der Herzbewegung bis 32° C. »Dann trat Abschwächung auf, die Pausen wurden länger, sowie die Umkehr der Bewegungsrichtung häufiger, es kam auch zu diastolischen Pausen ohne Umkehr, die zuweilen recht lange währten, und nachdem hierbei die Frequenz des Herzschlages im ganzen wieder etwas gesunken war, trat bei 35°—38° C. Stillstand in Diastole ein.« NICOLAI (1908) kommt zu dem Schlusse, daß die Frequenz innerhalb der von ihm gewählten Grenzen (7—20° C.) eine annähernd geradlinige Funktion der Temperatur ist und sich gegen die höheren Temperaturen hin einem Maximum nähert. Durch Erhöhung der Temperatur scheine auch die absolute Zeitdauer der Pulsreihen erniedrigt zu werden.

Die Versuchsanordnung bei meinen Experimenten war derart, daß das Gefäß mit den Objekten in ein größeres gestellt wurde, in das Eis oder heißes Wasser allmählich eingegeben wurde. Leider konnten, da der MORSE-Apparat nur bestimmte Zeit lief und ich ohne Hilfsperson die Temperatur selbst regulieren mußte, keine ununterbrochenen Tabellen erhalten werden, und die Temperaturveränderung konnte beim Erhitzen nicht mit gleichmäßiger Schnelligkeit während des ganzen Versuches erfolgen. Dennoch ergaben sich bei genügend wiederholtem Experimentieren Resultate, die mit denen der zitierten Autoren vielfach übereinstimmen.

Zur Kontrolle etwa störender Nebeneinflüsse wurde ein und dasselbe Individuum einer Steigerung und folgender Herabsetzung der Temperatur ausgesetzt und umgekehrt. Es ergaben sich so, falls die Temperatur nicht zu hoch wurde, oder die Versuchsobjekte nicht zu lange Zeit stark gekühlt wurden, Resultate, die mit denen harmonieren,

welche bei Tieren infolge Temperaturvariation in nur einer Richtung erhalten wurden. Nur so war es mir möglich, vollständige Tabellen bis zum in einer Richtung erreichten Maximum zu erhalten.

Die Veränderungen, welche die Temperaturvariation hervorruft, beziehen sich auf

1) die Frequenz,
2) die zeitliche Länge,
3) die Schlagzahl,
4) die Pausen.

ad 1) Die Veränderungen der Frequenz sind beim Kühlen sowie Erwärmen sehr auffällig und finden im Laufe der sich folgenden ein-

Tabelle VIIa.

adv.				abv.			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
108	134	48,3	1,2	134	164	49,1	4
106	134	47,4	3,4	136	170	47,9	2,5
140	171	49,3	1,2	143	173	49,6	2,1
109	136	48,2	3,1	125	153	49	2,3

Tabelle

Richtung	n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}
adv.	150	207	43,4	4,1	43,4	45,3	43,5	44,2	45,7	46,9	47,1	45,9	44,1	44	43,2	42,2	41.8
abv.	207	350	35,4	4,6	33,3	39,8	39,1	39,3	38,4	38,4	37,6	37,7	37,3	37	35,8	37,1	36,5
adv.	241	548	26,4	6,2	32,1	29,6	28,6	28,3	28,2	28,6	27	26,6	27	26,8	27,4	26,5	28,1
abv.	274	848	19,4	7,2	17,6	20	18,8	21,7	21,7	30	21,3	20,8	20,9	20,7	19,6	20,1	18,4
adv.	230	714	19,3	10	17	19,4	21,3	21,6	22,8	21,1	21,2	21,1	20,7	20,7	20,3	18,8	19,9
abv.	327	1220	16,1	21,4	13,7	14,6	17	17,9	17,7	17,6	17,4	17,3	17,1	17	16,9	17	16,9

fachen Reihen allmählich statt. Die Frequenz fällt beim Abkühlen bis zur Kältelähmung des Herzens dauernd mit der Temperatur und wächst beim Erhöhen bis zu einem gewissen Grade (etwa 31° C.), oberhalb dessen sie eine zeitlang annähernd konstant bleiben kann, bis sich bei noch höherer Temperatur wieder geringer Fall geltend macht. Dies Resultat harmoniert allerdings wenig mit Nicolai (1908), nach dem die höchste Frequenz bei 17° oder 18° erreicht wird, nähert sich aber stark Knolls Angaben. Es stimmt mit den Reaktionen auf Hitzewirkung in der Herztätigkeit bei andern Wirbellosen (Carlson, 1906,

Knoll 1893) überein. Indessen kamen bei *Pyrosoma* wie *Botryllus* auch Fälle vor, in denen nach eingetretener Konstanz bei 31° kein Frequenzfall mehr beobachtet werden konnte bis zum Sistieren der Herzrhythmik, das in der Regel bei 36° bei *Pyrosoma* und zwischen 36° und 38° bei *Botryllus* eintrat. Oberhalb 32° erscheint die Herzrhythmik vielfach, bei 35° stets gestört, es treten unvermittelt lange Pausen auf, das Herz beginnt zusammenzufallen, und es zeigen sich mehr und mehr die Absterbeerscheinungen; eine Feststellung der Frequenz ist dann nicht mehr möglich. Daß der Stillstand des überwärmten Herzens keine Folge von Muskeleiweißgerinnung sein kann, zeigt der Umstand, daß in den meisten Fällen die Peristaltik wieder einsetzt, wenn man sofort nach der Wärmelähmung das Herz einem langsamen Temperaturfalle aussetzt. Geringes Erwärmen über das Maximum hinaus schaltet diese Möglichkeit für immer aus. Das Temperaturminimum für die Herzarbeit bei *Pyrosoma* scheint bei etwa + 1° C. zu liegen; störende Unregelmäßigkeiten stellen sich auch hier vor dem Stillstande ein, zuweilen schon bei 6° C., während in andern Fällen noch bei + 3° reguläre Pulsfolge konstatiert wurde.

Die Folgewirkung der Temperatur betrifft natürlich auch die Dauer des Verlaufes der einzelnen Wellen über das Herz, da die Leitfähigkeit

VIIb.

fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}	fr_{24}	fr_{25}	fr_{26}	fr_{27}	fr_{28}	fr_{29}	fr_{30}	fr_{31}	fr_{32}	fr_{33}
41,1	38,9	36,9																		
35,8	35,6	34,1	33,3	32,2	32,1	31,7	28,8	28,8												
28	26,8	26,7	25,3	24,8	24,9	24,6	25,7	22,8	22,8	21,9	20,7									
19,1	19,3	19,3	18,9	19	18,7	18,5	18,8	18,7	17,8	18,3	17,3	17,4	16,1	15,7	16,9					
19,5	20,7	19,4	18,8	19,8	19,8	17,5	17,8	16,4	14,6	13,7										
16,8	16,7	16,9	16,6	16,6	16,3	16,4	16,3	16,2	14,3	15,8	16	15,4	14,8	15,8	16	15,6	14,8	16,2	12,6	12,4

im Herzen durch Wärme erhöht wird. Genaue Messungen sind bei der Kleinheit des Objektes sehr erschwert, namentlich bei der überaus gesteigerten Herztätigkeit in der Wärme. Die Ablaufsdauer einer Kontraktionswelle wächst umgekehrt wie die Temperatur. Ein Beispiel für ein mittelgroßes Individuum sei hier in nebenstehender Tabelle angeführt. Die Werte können selbstverständlich nicht als mathematisch genau angesehen

t in C°	Pulsdauer in Sekunden
7,5	4,4
8,0	4,0
11,0	2,3
11,5	2,0
25,0	0,5

werden, sie sind mit Hilfe der konstanten Geräusche einer Taschenuhr aufgenommen. Über die Beeinflussung der Zahl gleichzeitig das Herz einschnürender Wellen siehe S. 456.

ad 2) Die zeitliche Länge der einzelnen Pulsreihen ist bei *Pyrosoma* wie *Botryllus* deutlich und wesentlich stärker als bei NICOLAI durch die Temperatur modifiziert. Genannter Autor gibt zu, daß seine Versuche zu wenige sind, um die Angabe einwandfreier Mittelzahlen zu gestatten, hält es jedoch für wahrscheinlich, daß die zeitlich kürzesten Pulsationsreihen bei 14—16° C. liegen. Nach meinen Befunden fällt die absolute Länge der Pulsreihen umgekehrt wie die Temperatur vom Minimum bis zu etwa 31° C. Danach kann infolge der verlangsamten Frequenz und Eintreten von Pausen wieder längere Zeit zwischen zwei Wechselpausen vergehen.

ad 3) Aus dem oben (S. 475) zitierten Satze von KNOLL glaube ich entnehmen zu dürfen, daß oberhalb von 32° eine Verkürzung der Schlagzahl in den Reihen eingetreten ist. Direkte Angaben fehlen bei ihm, da seine Aufmerksamkeit infolge der Versuche an Krustern und Mollusken vornehmlich der Frequenzänderung gilt. NICOLAI meint: »Die Zahl der Pulse nimmt mit der Temperatur stetig zu.« Meine Untersuchungen ergaben das Gegenteil, am klarsten bei *Botryllus*. Wie die zeitliche Länge der Reihen, so erfährt auch die Schlagzahl eine deutliche Vermehrung oder Verminderung, umgekehrt wie die Temperatur. In der Kälte tritt das Anwachsen der Schlagzahlen deutlicher hervor als ihr Fall beim Erwärmen über normale Wassertemperatur. Hier zeigt sich in vereinzelten Fällen zwar die Frequenzerhöhung, nicht aber die Reihenverkürzung. Niemals jedoch trat mit der Erhöhung der Temperatur eine numerische Reihenverlängerung ein. In der Nähe des Temperaturminimums und -maximums, vor allem des letzteren, machen die eintretenden Unregelmäßigkeiten eine genaue Feststellung der Zahlen fast unmöglich. Zuweilen finden sich kurz vor dem Wärmestillstande etwas längere Reihen neben minimal kurzen. Reihenverkürzung vor dem Kältestillstande bleibt aus.

Daß bei der Erhöhung der Temperatur von 20° aufwärts eine weitere Reihenverkürzung öfters nicht mehr eintritt, liegt vielleicht an der abnehmenden Menge gelösten Sauerstoffes und dem mit der Temperatur gesteigerten Stoffwechsel der Objekte. Es entspricht dieser Anschauung, daß verschiedentlich bei Temperatursteigerung der Bruch ad-: abvisceraler Pulszahl größer als 1 wurde. Diese Erscheinung kann natürlich nicht so ausgeprägt und regelmäßig sein wie beim völligen Sauerstoffmangel, da das Herz bei durch Temperatursteigerung

bedingter Atemnot wahrscheinlich vielleicht infolge von noch im Organismus vorhandenen disponiblem Sauerstoff einige Zeit braucht, um advisicerale Pulse in höherer Anzahl hervorbringen zu können. Bei schneller Temperatursteigerung muß der Herzstillstand deshalb vor Ablauf der Reaktionszeit auf Sauerstoffmangel eintreten.

ad 4) Es ist schwierig, über ein Variieren der Wechselpausendauer infolge der Temperatur genaue Angaben zu machen, da dieselbe bekanntlich schon im Normalzustande beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Aus meinen aufgenommenen Tabellen geht hervor, daß sicherlich unterhalb 10° C. sie deutlich verlängert erscheint. Entsprechend finden sich von 25° aufwärts durchschnittlich kürzere Wechselpausen. Lange Wechselpausen treten dann wieder, wie KNOLL bereits für die von ihm untersuchten Tunikaten angibt, bei 32° ein, erreichen jedoch nicht die Ausdehnung wie vor dem Kältestillstande.

Absterbeerscheinungen.

Sie sind in den einzelnen Kapiteln zum Teil erwähnt und sollen hier rekapituliert werden. Ihre Kenntnis ist ein unbedingtes Erfordernis, wenn man experimentell die Wirkung äußerer Einflüsse auf den Herzschlag studieren will.

Die ersten Zeichen des nahenden Herztodes sind wie bei Salpen (SCHULTZE 1901, S. 251) Störungen in der Koordination der Bewegungen. Am Ende einer advisceralen Reihe treten z. B. am advisceralen Herzende antiperistaltische Zuckungen auf, welche allmählich zu abvisceralen Wellen werden und den advisceralen entgegenlaufen. Es findet eine zeitlang Kampf entgegengesetzter Wellen statt, in welchem die abvisceralen allmählich siegen, d. h. der Treffpunkt der sich entgegenlaufenden Wellen rückt mit jeder advisceralen Pulsation mehr dem hypobranchialen Herzende zu, bis er dies erreicht und die advisceralen Pulse verschwunden sind. Ebenso kann die entgegengesetzte Pulsreihe einsetzen. Solche antiperistaltischen Zuckungen und entgegenlaufenden Wellen können inmitten der Pulsreihe zeitweise auftreten und wieder verschwinden, ohne die Oberhand zu gewinnen.

In andern Fällen erschien der Kampf entgegenlaufender Pulse konstant nur am Ende der Pulsreihen in einer Richtung, während die entgegengesetzten Reihen regulär mit Frequenzfall und folgender Wechselpause endeten. Dies Verhalten kann bei sonst regelmäßiger Peristaltik sehr lange beibehalten werden, bevor der völlige Herzstillstand eintritt. Der Wellenkampf macht ein Feststellen der Schlagzahl unmöglich. Häufig erfolgen zu Anfang der Reihen am jeweils venösen

Herzende lediglich Kontraktionen, welche erst allmählich kräftiger werden und zu Wellen anwachsen. Die Wellen selbst machen an beliebigen Herzstellen Halt, laufen nach kurzem Aufenthalte selbständig weiter oder lassen sich von der nächstfolgenden aufnehmen oder verschwinden mit deren Einsetzen. Die Verlangsamung des Wellenverlaufes an den Herzenden gewinnt mit dem nahenden Tode an Deutlichkeit. Es stellen sich des weiteren krampfhafte Kontraktionen ein. Vor dem Tode machen sich ferner starke Frequenzschwankungen innerhalb der Reihen bemerkbar, und die Durchschnittsfrequenz der einzelnen gleichgerichteten Pulsationsreihen differiert stärker als im gesunden Individuum. Dies ist zum Teil die Folge unvermittelt in den Reihen auftretender langer Pausen. Nicht selten wird durch sie eine echte Wechselpause vorgetäuscht, indem die Frequenz vor ihrem Auftreten wie am Ende einer Reihe fällt. Nach Verlauf der Pause erfolgen aber wieder Pulse in derselben Direktion mit anwachsender Frequenz. Es findet sich somit die von SCHULTZE bei Salpen beobachtete Periodizität innerhalb von enorm verlängerten Pulsreihen bei *Pyrosoma* wieder. Die Wechselpause kann völlig verschwinden oder enorm verlängert werden. Mit den Schwankungen von Frequenz und Schlagzahlen geht eine stark variierende Zeitdauer der Pulsationsreihen Hand in Hand. Mehrere Wellen verlaufen nicht selten gleichzeitig über den Herzbeutel und schreiten in einem Bezirk oder der Gesamtausdehnung des Herzens zitternd und holprig fort.

Weiterhin sind allmählich stärker werdende Herzformveränderungen zu bemerken. Der sonst dem Pericard straff anliegende Herzbeutel zeigt zunächst hier und dort dauernde Kontraktionsfalten und fällt schließlich, von der Mitte nach den Enden zu forschreitend, faltig zusammen. Das Herz erhält dadurch die Form, wie wir sie an konserviertem Material in mannigfachen Abstufungen finden. Mit dem Zusammenfallen werden die Kontraktionen so schwach, daß die Körperflüssigkeit nach anfänglichem Hin- und Herpendeln in den Gefäßen nicht mehr fortbewegt wird. Die Wellen lassen sich dann nur noch an den gespannten Herzenden als solche erkennen, während über die zusammengefallene Mitte nur ein Beben zieht. Vollkommener Herzzusammenfall macht es unmöglich, zu erkennen, von welchem Herzende die Bewegung ausgeht.

Der völlige Herzstillstand tritt zuerst bei den ältesten Individuen des Stockes auf; wenn sie schon völlig undurchsichtig geworden sind und selbst die Flimmerbewegung ihrer Branchien aufgehört hat, schlagen die Herzen der jungen Knospen noch bis 32 Stunden lang weiter. Legt

man große Kolonien in ein enges Wasserbecken, so fallen die Ascidiozooide allmählich aus ihrer Celluloseumhüllung heraus. Es wurde bei solchen, auf dem Gefäßboden liegenden Tieren vielfach noch unregelmäßige Herztätigkeit konstatiert.

Cyathozoid.

Das Herz.

Lage und Form.

Taf. XV, Fig. 2; Taf. XVI, Fig. 10.

Lage und Form des Herzens des Cyathozoids sind durch die Untersuchungen SALENSKYS (1892) und JULINS (1912) geklärt worden. Es besteht, da es ventral am hinteren Ende des Pharynx durch Einstülpung der Pericardblase hervorgeht, ebenfalls aus dem inneren eigentlichen Herzbeutel und dem Pericard. Außer an den beiden Enden verschließt auch hier das Entoderm an der Raphe das Herzlumen. Folgende Worte JULINS (S. 833) zeichnen die Lage des ausgebildeten Herzens: »L'organe cardio-péricardiaque du cyathozoid est disposé de telle sorte que des deux orifices terminaux de la cavité cardiaque, l'un, le proximal ou antérieur, débouche au dessus du pharynx, tandisque l'autre, l'orifice distal ou postérieur, très rapproché de l'éxtremité d'origine du premier tube d'union qui rattache, est situé sous le pharynx. On pourrait donc les appeler respectivement l'orifice cardiaque dorsal et l'orifice cardiaque ventral. Il résulte de cette disposition que, quand l'onde de contraction du cœur du cyathozoide se propage d'avant en arrière, le sang est chassé dans le sinus sanguin profond du premier tube d'union, tandisque, quand l'onde de contraction se propage en sens inverse, le sang est chassé dans le sinus superficiel du premier tube d'union.« Die Histologie ist dieselbe wie beim Ascidiozoid.

Physiologisches.

1. Methode.

Die Kleinheit des Cyathozoids macht es unmöglich, die Objekte in ihrer natürlichen Lage in der mütterlichen Kloake zu beobachten. Es wurden deshalb aus großen Kolonien Querringe geschnitten, wobei die Embryonen herausfallen. Mit einer weiten Pipette isoliert, ermöglichen sie dann die mikroskopische Beobachtung. Freilich werden die Versuchsobjekte dabei meist starken Reizen ausgesetzt sein, und es erklären sich daraus die zahlreichen Verschiedenheiten bezüglich der Herzarbeit. Die genaue Form der Herzbewegung läßt sich hier in-

folge der übergelagerten Zellen und des undurchsichtigen Dotters schwer ermitteln. Sie gleicht im wesentlichen der beim Ascidiozoid.

Zum Verständnis der folgenden Tabellen (VIII u. IX) sei erwähnt, daß die Pulse, welche das Blut aus dem Herzen direkt in den Stolo treiben, adstolon, die in entgegengesetzter Richtung, also zur Kloake gerichteten, abstolon genannt werden.

Die einzigen Angaben über den Herzschlag beim Cyathozoid bringt Pavesi (1872): »Le cœur de la nourrice présente le phénomène d'alternance tous les 37, 39, 40 ou 50 battements. L'observation des coeurs des embryons m'a donné les chiffres suivants: 74 battements dans un sens, puis 33 dans l'autre, après cela 133, 68, 139, 48, 28, 65, 35, 27 etc.«

2. Die Schlagzahlen.

In allen untersuchten Ammen in den verschiedensten Stadien der Entwicklung waren die absoluten Schlagzahlen auffallend höher als bei Ascidiozoiden unter gleichen Bedingungen (vgl. Tab. VIII u. IX).

Tabelle VIII.

adstolon				abstolon			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
131	141	55,6	3,3	148	173	51,3	5,6
136	148	55,2	2,2	156	163	57,5	6,7
127	134	57	4	159	152	62,6	6,6

Gleiche Schlagzahlen in den sich folgenden gleichgerichteten Reihen sind auch hier überaus selten. Das gelegentliche Auftreten von sprungweisem Anwachsen der Pulszahlen scheint auf eine ähnliche Wirkung mechanischer Reize wie beim Ascidiozoid (vgl. S. 466) schließen zu lassen. Nach langer Gefangenschaft finden sich nicht selten enorm verlängerte Reihen.

Die relative Länge der ad- und abstolonen Reihen gestattet weit schwerer eine Regel aufzustellen als beim Ascidiozoid. In 64% der untersuchten Objekte war die Schlagzahl in den abstolonen Reihen größer.

Für die Zeitdauer der Reihe gilt das für das Ascidiozoid Gesagte.

3. Frequenz.

Die Frequenz in den Reihen steigt meist schnell an und fällt dann nach dem erreichten Maximum bis zum Ende, besonders mit den letzten

Tabelle IX.

Abstolone Reihen

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}	fr_{24}	fr_{25}	fr_{26}
250	243,1	61,7	2	66,9	68	68	66,8	65,3	65	64,8	65,5	65,3	64,7	64	64,5	63,3	63,5	62,8	63	62,3	62,8	61,6	61,3	60,5	59,1	58,3	54,4	49,5	33,3	
252	249	60,7	3,3	66,9	67,2	67,4	62	65,5	65,3	64,9	63,1	64,6	64,2	63	63,3	61,9	62	62,3	60,9	61,1	62,3	62,5	60,9	60,7	58,7	58,9	57,7	55,6	51	24,7
246	234	63	3,9	71,6	70,3	70,3	68,6	69,1	66,6	65	64,8	63,5	65,3	64,2	63	62,8	62,8	62,4	62,8	62,4	62	62,8	62,1	62,5	60,1	57,8	57	52,6	44,6	
222	212	62,8	4,8	52	77	72,2	70,9	70	68,7	66,5	66,3	66,1	66,3	65,8	64	64,2	61,6	61,3	61,1	60,7	60,4	59,9	58,6	58,7	57,5	39,6	58,1			

Adstolone Reihen

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}
224	226	59,7	6	52,3	68	65,5	68,3	69,7	71,6	62,3	62	62,8	61,7	60,9	60,9	59,6	58,9	59,3	59,3	57,9	57,8	56,3	55,9	54,6	53,7	53	40,1
223	234	57,2	4,5	51,5	54,8	64,4	65,8	61,2	61	60,4	59,8	58,9	58,9	58,8	59,3	59,8	59,1	58,3	57,7	57,3	56,5	55,5	55,1	55	54,4	52,5	39,8
206	213	56,7	4,2	36,2	52	58,7	61,1	63,7	64,7	61,6	60,4	60,2	59,4	61	62,4	62,1	61,6	61,6	60,4	57,9	57,1	53,2	52,2	48	32,1		
216	220	58,9	2,3	37,1	66,9	68	63,3	63,5	64,6	62,8	62,4	61,4	60,8	62	61,8	61,1	59,2	59,7	59,6	59,2	59,6	60,4	59,1	56,1	54,4	33,2	

Schlägen. Stellenweise kann eine zeitlang Konstanz eintreten (vgl. Tab. VIII u. IX).

Auch hier können die Reihen mit Maximalfrequenz beginnen und bis zur Wechselpause stetiges Sinken zeigen.

Die relative Durchschnittsfrequenz der Reihen zeigt ebenfalls mehr wie beim Ascidiozoid alle Möglichkeiten. Unabhängig von der relativen Schlagzahl ist die Frequenz bald in ab-, bald in adstolonen Reihen höher, und das Verhältnis abstoloner durch adstolone Schlagzahl und Frequenz kehrt sich bei demselben Individuum nach einigen Pulsreihen ohne kontrollierbare Einflüsse oft um. 60% zeigten in den abstolonen Pulsreihen höhere Frequenz als in den entgegengesetzten. Im allgemeinen ist die Schlagfolge schneller als im Ascidiozoid.

Die Wechselpausen und die in den Reihen auftretenden Pausen gleichen denen des Ascidiozoids.

Bei PAVESI (1872) findet sich: »Tant que le cœur de la nourrice existe en même temps ques le cœurs des embryons, les mouvements de ces derniers sont synchrônes entre eux, mais non avec celui de la première.« Ich muß dem Forscher auch in diesem Punkte entgegentreten. Die Herzen der vier Primärknospen arbeiten völlig unabhängig voneinander. Freilich kann zufällig einmal synchrone Herztätigkeit zwischen einzelnen oder allen angetroffen werden. Im übrigen gleichen sie in der Physiologie des Herzens den Sekundärknospen und zeigen, wenn das Cyathozoid resorbiert ist, als fast gleichaltrige Tiere annähernd dieselben Werte für die erwähnten Punkte des Herzschlages.

Der Kreislauf.

Taf. XV, Fig. 2.

Ihm widmet PAVESI gleichfalls seine Aufmerksamkeit. Er hebt hervor, daß die zwei Verbindungsgefäße von der Amme zum Stolo abwechselnd als Arterie und Vene funktionieren. Der Gesamtkreislauf ist nach ihm geschlossen durch das Cyathozoid und anderseits durch das distale Stoloende.

Wenn der eigentliche aus der Keimscheibe hervorgegangene Embryo noch der Dotterblase kappenförmig aufsitzt, bewegt sich die Körperflüssigkeit in der primitiven Leibeshöhle nur so weit, als das Ectoderm reicht, also zwischen Ectoderm, Entoderm und dem an die Keimscheibe grenzenden Dotter. Ist die gesamte Dottermenge in den Embryo eingerückt, wird sie also ringsum vom Ectoderm umfaßt (SALENSKYS Stadium *L*), so umströmt sie das Blut auch allseitig. Ein Eindringen in die Dottermasse findet nicht statt.

Der Kreislauf findet nun umgekehrt statt, wie es JULIN annimmt. Bei adstolonen Pulsen strömt das Blut direkt aus dem Herzen in das äußere oder, wenn man in der Medianebene der jungen Kolonie auf den Stolo blickt, obere Stolonengefäß, welches zwischen Ectoderm und Entodermlamelle verläuft. Nach dem Durchlaufen der Knospen kehrt es durch den »sinus sanguin profond du premier tube d'union« ins Cyathozoid zurück, verläuft rechts und links des Dotters am hinteren Ende der Keimscheibe, wendet sich nach vorn, bespült beiderseits das Entodermrohr (Pharynx) und das Ganglion und tritt wieder in das vordere Herzende ein. Bei abstolonen Pulsen sind die Verhältnisse naturgemäß umgekehrt. Die geringe Anzahl der anfänglichen Blutkanäle nimmt mit dem Umwachsen des Dotters zu, welcher schließlich überall von Flüssigkeit umspült erscheint.

Bei der bekannten Resorption des Cyathozoids durch seine vier Knospen zeichnet sich das Herz wie bei den Synascidien (PIZON 1899, 1900) durch gewaltige Lebenskraft aus. Es ist dasjenige Organ, welches zu allerletzt seine Funktion einstellt, und bereits stark resorbierte Tiere scheinen nur noch aus dem Ectoderm und dem großen, noch kräftig arbeitenden pulsierenden Organ zu bestehen. Der Kreislauf in den Knospen, der sich Hand in Hand mit der Entwicklung ihrer Organe (SALENSKY, JULIN) ausbildet, wird vom Herzen des Cyathozoids bestimmt. Das späte Absterben des Ammenherzens hat eine große Bedeutung für die Resorption; es treibt, bis es schließlich den letzten Rest der Besitzerin bildet, die Bestandteile der Amme, Dotter sowie lebende Zellen, in die Knospen, wo sie sich festsetzen können. Man kann direkt beobachten, wie von dem kräftigen Blutstrome die Dotterpartikelchen langsam gelockert und dann plötzlich in die Knospen mitgerissen werden.

Das Zurückwandern der ausgewanderten Bestandteile aus den Knospen hindert das Schwanken, welches die Entodermlamelle in Verbindungskanal durch die Blutumkehr erleidet. Es wird das jeweils arterielle Gefäß, besonders wenn der Verbindungsstrang sehr lang ist, stark erweitert, während das venöse derart verengt wird, daß es von den größeren einmal in die Knospen gewanderten Partikeln nicht mehr passiert werden kann.

Bemerkungen zum Leuchten.

Die Entwicklung der Leuchtorgane ist neuerdings von JULIN (1912) genau studiert worden. Seine eingehende histologische Darstellung ist so zutreffend, daß ich nichts hinzuzufügen vermag. Auch ich konnte

im Gegensatz zu PANCERI mit Osmiumtetroxyd, Färbung mit Alkanarot oder Sudan III kein Fett in den Leuchtzellen nachweisen. DUBOIS (1911) isolierte bei *Pholas dactylus* zwei Substanzen, welche er Luciferin und Luciferase nennt und durch deren indirekte Oxydation das Licht entstehen soll. Alle meine Bemühungen, diese Stoffe aus ganzen oder feinzerriebenen *Pyrosoma*-Stöcken durch geeignete Extraktion zu isolieren, schlugen fehl. Daß das Licht hier ebenfalls nicht durch direkte Oxydation einer Leuchtsubstanz zustandekommen kann, zeigt die Wirkung von Cyankali und Chloralhydrat, welche bekanntlich die Oxydation in tierischen Zellen unterdrücken; Zusatz von einer dieser Substanzen zum Seewasser löst das Licht aus und läßt es oft über eine Stunde lang bestehen. Nach dem Erlöschen läßt es sich sogar durch Berühren der Kolonie wieder hervorrufen.

Aus den Angaben MEYENS (1834), PÉRONS (1804) und BENNETS (1833) glaubt NEUMANN (BRONN) als wahrscheinlich annehmen zu dürfen, »daß alle oder wenigstens einzelne Teile des Eingeweideknäuels Licht auszusenden vermögen«, zumal da ein schwaches Leuchten des Salpennucleus bekannt ist. Nach meinen Befunden an unversehrten Individuen und herauspräparierten Eingeweiden zeigen Hoden und Darmtractus keinerlei Lumineszenz auf alle Reize, die das Licht sonst hervorrufen. Es leuchten allein die Leuchtorgane, das Ovar und die in den Kloaken liegenden Embryonen, und ich nehme an, daß die genannten Forscher durch die letzten beiden dazu verleitet worden sind, in dem Ösophagus oder Hoden den Sitz des Lichtes zu vermuten.

Über die Farbe des Lichtes finden sich bei den verschiedenen Autoren abweichende Angaben. Nach PÉRON soll das Licht sogar von aurorafarben zu orange, grünlich und schließlich himmelblau übergehen. Es gelang mir bei *Pyrosoma giganteum* nicht, durch verschiedene Reize bei allen entstehenden Lichtstärken eine andere Färbung als grünlich-blau zu erzielen. Bei POLIMANTI findet sich die Angabe: »Eine konstant von mir bei der Phosphoreszenz von *Pyrosoma* beobachtete Tatsache ist die, daß in dem Maße wie das Tier zerfällt, nicht mehr jenes charakteristische grüne Licht ausgesandt wird, sondern ein rötliches, d. h. stärker brechbare Strahlen werden durch weniger brechbare ersetzt.« Diese Erscheinung fiel auch mir bei absterbenden Kolonien auf. Indessen glaube ich sie einfacher erklären zu müssen. Die absterbenden Individuen trüben sich und nehmen, während sie im Leben mit Ausnahme der pigmentierten Stellen (Hoden, Ösophagus, Magen) vollkommen durchsichtig sind, eine gelbe und mehr und mehr rote Färbung an, wohl durch das Auswandern des Pigmentes. Die ältesten

Individuen beginnen damit, während die Knospen, nachdem sie ihre Gefäßverbindung vom Muttertiere abgeschnürt haben, bei eigener Herztätigkeit noch eine zeitlang weiter leben können. Außer ihnen behalten auch die rötlich getrübten Tiere zunächst ihr Leuchtvermögen. Sämtliche aus der Kolonie kommenden Lichtstrahlen müssen zum Teil die rötlich getrübten Körper passieren, wenn sie zum Auge des Beobachters gelangen sollen, und allein aus diesem Grunde erscheint das erzeugte Licht rötlich.

Außer PANCERI befaßte sich neuerdings POLIMANTI sehr eingehend mit dem Studium von mechanischen und elektrischen Reizen, welche die Kolonie zum Leuchten zu bringen imstande sind. Beim Nachprüfen der chemischen Stoffe, welche nach erstgenanntem Forscher das Licht hervorrufen, fand ich eine andre Wirkung des Alkohols. Nach PANCERI löst er dauerndes Licht aus, welches nach 15—25 Minuten erlischt. Nach meinen Befunden findet dies wirklich statt, wenn man auf einmal größere Mengen davon dem Seewasser zusetzt oder die Tiere in Alkohol wirft. Vorsichtiges tropfenweises Beigeben von Alkohol zeitigt jedoch ganz andre Wirkung. An keiner Stelle der Kolonie zeigt sich Licht, und hat man genügende Mengen angewandt, so ist es unmöglich, durch irgendwelche Reize Leuchteffekte zu erzielen. Alkohol zeigt bezüglich des Leuchtvermögens ebenfalls narkotisierende Wirkung, und es ist möglich, daß bei einmaligem reichlichen Zusetzen die mechanische Wirkung der entstehenden Diffusionsströme stark in Betracht kommt.

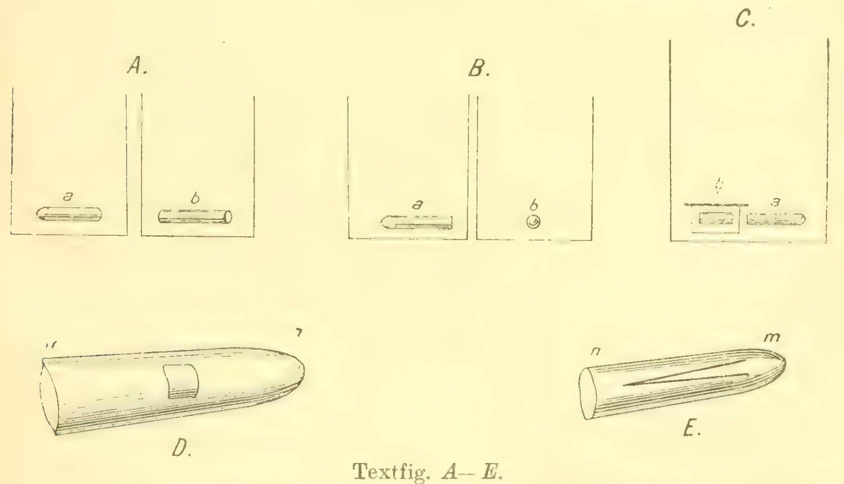
Bezüglich der Wirkung des Lichtes auf die Leuchtfähigkeit äußert sich PANCERI dahin, daß *Pyromosa* sich gleichgültig gegenüber dem Einfluß von Sonnenlicht erweist. POLIMANTI entnehme ich: »Ein auf das *Pyrosoma* mit einer elektrischen Lampe von 32 Kerzen ausgeübter Lichtreiz bewirkt fast immer, je nach des Tieres Befinden, ein Leuchten der ganzen Kolonie. Wenn man aber eine elektrische Lampe von geringerer Kerzenstärke benutzt, so erzielt man fast nie ein Leuchten auf reflektorischem Wege, und die Resultate sind sehr unsicher«, und auf S. 529: »Mithin hat das Licht eines *Pyrosoma* keine Wirkung auf Tiere derselben Gattung; kurz, es liegt unterhalb der Reizschwelle und vermag nicht, eine Reizwirkung auszuüben.« Noch ehe ich diese Abhandlung kannte, machte ich den interessanten Befund, daß, wenn zwei frische *Pyrosoma*-Kolonien in nicht zu weiter Entfernung voneinander sich befinden, das Licht des einen unter günstigen Umständen auch das des andern auslöst. Um eine Nebenwirkung der Wassererschütterung auszuschalten, wurden zwei Kolonien in zwei Glasgefäßen auf zwei Tische dicht nebeneinander gestellt.

War bei der Versuchsanordnung des Schema *B* das durch Reize direkt zum Leuchten gebrachte Tier *a*, so trat bei *b* an der *a* zugekehrten Längsseite die Lumineszenz auf und verbreitete sich über die ganze Kolonie. Bei der Versuchsordnung *A* begann das Licht in *b* am stärksten an dem *a* zugekehrten Ende, und es traten gleichzeitig deutlich bis zum distalen Ende die Leuchtorgane vieler solcher Individuen in Funktion, welche mit ihrer Ingestionsöffnung weit über die Kolonieoberfläche hervorragten. Bleibt die Reaktion in *b* aus, so läßt sie sich oft dadurch hervorrufen, daß man es vorher durch mechanische Reize zum Leuchten veranlaßt. Dann tritt nach dem Wiedererlöschen der durch das Aufleuchten von *a* hervorgerufene Reflex deutlich auf. Dieselbe Beobachtung machte POLIMANTI bei seinen Versuchen mit der 32kerzigen Lampe, und er meint: »Die mechanischen Reize hätten also eine dynamogene Wirkung ausgeübt, kurz, sie hätten dem Lichtreiz den Boden vorbereitet und seine Wirksamkeit erleichtert«. Der Lichtreflex läßt sich ebensogut an zerschnittenen Stücken und herauspräparierten Embryonen hervorrufen. Die Stärke und Deutlichkeit des Reflexes nimmt mit der Entfernung zwischen *a* und *b* ab. Der Effekt wird besonders deutlich durch den Versuch *C*, wo *b* in ein besonderes dünnwandiges, durch einen Glasdeckel abgeschlossenes Gefäß mit Wasser gegeben ist und so in ein größeres gesetzt wird, in welchem sich *a* befindet. Auf diese Weise können beide Stücke sehr nahe gebracht werden.

Diese interessanten Beobachtungen führten mich zur Untersuchung der Beeinflussung durch fremdes Licht. Es ergab sich, daß das tierische Licht von *Beroe ovata*, *Cestus veneris*, *Hippopodius*, *Praya maxima* und des an der Riviera häufigen *Luciola italica* ebenfalls den Reflex zustandekommen ließ. Selbst wenn kräftiges Schütteln des Behälters bei *Pyrosoma* keine Wirkung mehr zeitigte, veranlaßte vielfach das intensive Licht der Deckstücke und großen Schwimmglocken von *Praya* das betreffende Stück, sein Leuchtvermögen zu entfalten. Gleiche Wirkung hatte ein angezündetes Streichholz, brennender Phosphor, das in das Arbeitszimmer fallende Blinklicht des Leuchtturms und selbst, wenn man plötzlich die Türe der Dunkelkammer öffnete, das Tageslicht.

Es ist von verschiedenen Untersuchern andrer Leuchttiere — z. B. von PANCERI für *Beroe* — behauptet worden, daß direktes Tageslicht schädigenden Einfluß auf die Leuchtkraft ausübt. Ich kann das Gleiche für *Pyrosoma* bestätigen. Mechanische Reize üben bei Tieren, welche lange dem Tageslicht ausgesetzt waren, vielfach keine Wirkung

aus, und die latente Reizzeit bei Zusatz des äußerst wirksamen Ammoniak ist bei ihnen ungleich viel größer als bei Kolonien, die gleichzeitig gefangen und dauernd in der Dunkelkammer gehalten werden. Man könnte den Einwurf machen, daß die belichtet gewesenen Kolonien durch den Transport zur Dunkelkammer mechanisch gereizt waren und deshalb zur neuen Entwicklung Erholungszeit brauchten. Indessen zeigten die Kontrolltiere, in der Dunkelkammer aufbewahrt, selbst nach kräftigen mechanischen Insulten ungleich stärkeres Leuchtvermögen. Außerdem standen die belichteten Objekte nur wenige Schritte von der Dunkelkammer entfernt. Ich möchte erwähnen, daß ich das gegenseitige Entzünden bei leuchtenden Planktoncopepoden wiedergefunden habe.



Textfig. *A*—*E*.

Diese Beobachtungen gestatten es uns, Schlüsse zu ziehen, wie die Fortpflanzung des Lichtes in einer *Pyrosoma*-Kolonie zustandekommt. Bereits durch Bennett und Meyen ist bekannt, daß das Licht von der gereizten Stelle aus über die ganze Kolonie hinschreitet. Polimanti kommt zu nachstehenden Schlußfolgerungen:

A.

(S. 522) »Bei der an einem Pole ausgeübten mechanischen Reizung kann das Leuchten in verschiedener Weise auftreten:

1) Zuerst am berührten und gleichzeitig auch am entgegengesetzten Pol, dann am ganzen Tier;

2) das Leuchten verbreitet sich jedoch fast immer lawinenartig von der gereizten Stelle gegen die entfernteren Stellen hin;

3) oder es kann hier und da längs der Kolonie, namentlich an der Oberfläche, auftreten und dann das Tier in toto leuchten.

B.

Wird dagegen das *Pyrosoma* statt an beiden Polen mehr oder minder stark in der Mitte gereizt, so wird es leuchten

1) an verschiedenen mehr oder weniger zahlreichen Stellen,

2) an beiden Polen,

3) oder das Leuchten verbreitet sich wellenförmig von der Reizstelle aus nach den beiden Seiten.

Das Leuchten des Tieres erfolgt zuerst an der Oberfläche und geht von hier auf das Innere über.« Für die Fortpflanzung des Reizes gibt SEELIGER die Erklärung: »Da es zweifellos ist, daß die direkte Berührung die betreffenden Tiere zum Leuchten veranlaßt, läßt es sich leicht verstehen, wenn die Kloakenmuskeln eines Tieres durch den Zug der Faserstränge erregt werden.« Damit wäre auch die Angabe PÉRONs erklärt, daß bei den rhythmischen Kontraktionen der Kolonie der Cylinder jedesmal erglüht und wieder erlischt. Ich konnte außer an dem von den Mantelgefäßen durchsetzten Sphincter überhaupt keine Bewegungen beobachten und demzufolge auch keine rhythmischen Lichtblitze. Nicht einmal die Sphincterbewegungen sind rhythmisch, und es wird diese Membran, welche normalerweise schwach konvex in das umgebende Wasser vorgewölbt ist, bei Berührung ganz oder teilweise durch Kontraktion der Gefäßmuskeln dem Kolonielumen genähert. Das dadurch hervorgerufene Ausströmen des Wassers dient weniger zur Bewegung als zum Schutze gegen das Eindringen von Fremdlingen.

Bei v. ÜXKÜLL (1905) findet sich die Bemerkung: »Vor mehreren Jahren wurde an der zoologischen Station zu Neapel von einem jungen englischen Gelehrten die Beobachtung gemacht, daß *Pyrosoma* durch Lichtreiz zum Leuchten gebracht wurde und daß wahrscheinlich die Einzeltiere der Kolonie sich gegenseitig wie Einzelkerzen aneinander entzündeten. Eine Publikation ist mir nicht zu Gesicht gekommen. Dieses wäre eine originelle Art der Reflexübertragung.« Ich schließe mich dieser Ansicht auf Grund des Gesagten und aus folgenden Gründen an.

Von PAVESIs zitierten Ergebnissen stimmen Punkt *A* 2 und *B* 3 ohne weiteres mit meiner Annahme überein. Punkt *A* 3 und *B* 1 kann ich nicht bestätigen, da ich stets Licht an der berührten Stelle auftreten sah. Freilich blitzen kurz nach deren Aufleuchten auch an andern, entfernten Stellen Lichter auf. Es sind dies ausnahmslos die

zapfenförmig weit hervorstehenden Individuen. Dies ist durchaus erklärlich, wenn wir annehmen, daß der dem Ganglion aufliegende Pigmentfleck das lichtperzipierende Organ repräsentiert. Infolge der Absorption des Lichtes der gereizten Stelle durch die Cellulose können die tiefer im Mantel liegenden entfernteren Tiere die Strahlen nicht so früh perzipieren wie die alten, weit in das Wasser hervorstehenden. PAVESIS Punkt *A* 1 erkläre ich durch Krümmung der Versuchskolonien, wie man sie häufig findet. Die Resultate von *B* 2 erhielt ich nie. POLIMANTIS Satz: »Das interessanteste ist, daß das *Pyrosoma*, wenn an einer Stelle irgendwelch mechanischer Reiz einsetzt, nicht nur an der gereizten Stelle, sondern auch an ganz entfernten Stellen leuchtend wird,« findet seine Ursache einzig und allein in der bei den betreffenden Individuen für die Lichtperzeption besonders günstigen Lage des Augenfleckes.

Freilich liegt bei dem Auftreten des Lichtes bei entfernteren Individuen noch immer die Möglichkeit vor, daß ihr Aufleuchten nur durch ihre größere Empfindlichkeit gegenüber der durch die ganze Kolonie gehenden Kontraktion der Mantelfaserzüge bedingt wird. Schon die oben erwähnte Versuchsanordnung *C* spricht dagegen; denn außer dem *a* zugewandten Ende von *b* trat der Reflex auch in dessen distal gelegenen großen Individuen auf. Weiter gewinnt diese Annahme an Unwahrscheinlichkeit durch folgende von mir angestellte Experimente.

Aus großen Kolonien wurden mit einem Skalpell Stücke völlig herausgeschnitten und vorsichtig wieder an ihre alte Stelle gesetzt (Textfig. *D*), oder ich löste lange keilförmige Stücke bis auf eine kurze Verbindung an ihrer Basis aus dem kolonialen Verbande (Textfig. *E*). Beim Fortwandern des Lichtes von der gereizten Stelle über die Kolonie hin verhielten sich die losgetrennten Stücke, wie wenn sie mit dem Ganzen allseitig verbunden wären.

POLIMANTI wie viele andre Untersucher von leuchtenden Organismen meint, daß die Leuchtfähigkeit als Verteidigungsmittel gegenüber andern Tieren aufgefaßt werden muß. Eine kleine Bemerkung, welche ich in VOGTS (1852) populärer Schrift fand, nämlich, daß er im Darmkanale von Fischen verschluckte Feuerzapfen fand, veranlaßte mich, diese Frage in Angriff zu nehmen. Leuchtende *Pyrosoma*-Stückchen werden, nachts in die Aquarienbecken geworfen, von den auf S. 453 zitierten Fischen ergriffen und gefressen. Größere, vorsichtig derart gegebene Stücke, daß sie zunächst kein Licht zeigen, werden ebenfalls angenommen und bei dem dadurch veranlaßten Aufleuchten

nicht wieder losgelassen. Alle andern flossentragenden Aquarienbewohner suchen den leuchtenden Bissen dem Besitzer abzujagen. Auch Krabben lassen sich von leuchtenden *Pyrosoma*-Stöcken durchaus nicht in ihren Wanderungen stören. Mithin handelt es sich bei dem Leuchten von *Pyrosoma* nicht um ein Schreckmittel, da kaum andre Feinde in Betracht kommen. Eine biologische Erklärung des Leuchtvermögens ist, wie Chun (»Aus den Tiefen des Weltmeers) betont, schwierig. Die Phosphoreszenz der Pyrosomen kann infolge der geringen Eigenbewegung der Kolonie nicht dazu dienen, Artgenossen zum Zwecke gegenseitiger Befruchtung anzulocken.

Leipzig, im August 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Bancroft, Ovogenesis in Distaplia occid. (Ritter) with remarks on other species. Bull. Mus. Harvard. Vol. XXXV. Cambridge (Mass.) 1899 oder Zool. Anz. 1899.
2. — Aestivation of Botrylloides Gascoi Della Valle. Mark. Ann. Vol. art. VIII. New York. 1903.
3. — Variation and Fusion of colonies in Compound Ascidians. P. Cal. Ac. Sci. Sér. 3. Vol. III. Zool. San Franzisko 1903.
4. Bancroft and Esterly, A case of physiological polarization in the Ascidian heart. University of California publications. Zool. Vol. I. 1903.
5. P. J. v. Beneden, Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. de l'Acad. roy. de sc., des lettres et des beaux-arts de Belgique. T. XX. 1846.
6. E. v. Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. T. VI. Paris 1887.
7. Bennett, Paper upon marine Noctilucae. Part V. Proc. of the Zool. Soc. of London. 1837.
8. — On the light emitted by a species of Pyrosoma. Proc. of the Zool. Soc. of London. Part. I. 1833.
9. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Bd. III. Leipzig und Heidelberg 1862.
10. Bronn, Klassen und Ordnungen. Suppl. III. Tunicaten. Bearb. von Seeliger. Fortgesetzt von Hartmeyer. Pryosomen. Bearb. von G. Neumann.
11. Bonnier und Perez, Sur un nouveau Pyrosome gigantesque. Compt. rend. Paris. T. CXXXIV. 1902.
12. A. J. Carlson, The response of the hearts of certain molluscs, dekapods and tunicats to electric stimulation. Science. Vol. XVII. Nr. 431. 1903.
13. M. Caullery, Contributions à l'étude des ascidies composées. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. XXVII. 1895.

14. K. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeers.
15. Cuénot, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. de Zool. exp. et gén. II. sér. T. IX. 1891.
16. E. v. Cyon, Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin 1888.
17. Damas, Contribution à l'étude des Tuniciers. Arch. Biol. T. XX. p. 475 à 833. 1904.
18. A. Della Valle, Recherches sur l'anatom. des ascidies composées. Arch. ital. de Biol. T. II. 1882.
19. Dogiel, Die Muskeln und Nerven im Herzen einiger Mollusken. Arch. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
20. — Die Bedingungen der automatisch rhythmischen Herzkontraktionen. Pflügers Arch. Bd. CXXXV. 1910.
21. R. Dubois, Leçons de Physiol. gén. et comparée. Paris, Carré et G. Naud. 1898.
22. — Nouvelles recherches sur la lumière physiol. chez Pholas dact. Compt. Rend. Paris. T. CLIII. Nr. 15. 1911.
23. W. Th. Engelmann, Über den myogenen Ursprung der Herztätigkeit und über automatische Erregbarkeit als normale Eigenschaft peripherer Nervenfasern. Arch. f. ges. Physiol. Bd. LXV. 1897.
24. M. Fernandez, Zur Kenntnis des Pericardkörpers einiger Ascidien. Jenaer Zeitschr. Bd. XLI. 1906.
25. A. Fröhlich, Beitrag zur Frage der Bedeutung des Centralganglions bei Ciona intestinalis. Pflügers Arch. Bd. XCV. 1903.
26. V. Gaver et P. Stephan, Sur la nature du corps flottant du péricarde de certaines Ascidies. C. R. Hebd. de la Soc. de Biol. 1907. I. (26.) Teil. Paris.
27. A. Giard, Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. Arch. de Zool. exp. et gén. T. I. Paris 1872.
28. — Contributions à l'hist. nat. des Synascidies. Ibid. T. II. 1873.
29. A. Hancock, On the anatomy and physiology of the Tunicata. Proc. Linn. Soc. Zool. T. IX. London 1868.
30. P. Heine, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Herzens der Salpen und der Ciona intestinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIII. 1903.
31. C. Heller, Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen Meeres. I. Abt. Denkschr. d. K. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XXIV. 1874.
32. v. Hasselt, Extrait d'une lettre de v. H. datée de Buitenzorg (île de Java) le 12 aout. Ann. Sc. natur T. III. 1824.
33. Herdmann, Report upon the Tunicata collected during the voyage of Challenger during the years 1873—76. The voyage of Challenger Vol. XXVIII. 1888.
34. O. Hertwig, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jenaer Zeitschr. Bd. VII. 1873.
35. W. Hunter, The structure of the heart of Molgula manhattensis. Anatom. Anz. Bd. XXI. 1902.
36. — Notes on the heart action of Molgula manhatt. (Verrill). Americ. Journ. of Physiol. September 1903.
37. Huxley, Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Philos. Transact. 1851.

38. Huxley, On the anatomy and development of Pyrosoma. Transact. Linn. Soc. Vol. XXIII. 1860.

39. M. Ide, Wie erklärt sich der Stillstand des überwärmten Herzens? Arch. f. Physiol. du Bois-Reymond. Suppl. Bd. 1892.

40. Ihle, Die Thaliaceen (einschl. Pyrosomen) der Siboga-Expedition. Siboga-Exped. Bd. LVI.d. S. 11—13. 1910.

41. Joliet, Etudes anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum. Paris 1888.

42. Ch. Julin, Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. LXXVI. 1904.

43. — Les embryons de Pyrosoma sont phosphorescents. 1909.

44. — Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum. Zool. Jahrb. Suppl.-Bd. XV. Bd. II. S. 775—863. 1912.

45. Keferstein und Ehlers, Zool. Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina. IV. Bemerkungen über die Anatomie von Pyrosoma. 1861.

46. Ph. Knoll, Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CII. 1893.

47. Korschelt und Heider, Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgeschichte. 1893.

48. Kruckenberg, Der Herzschlag bei den Salpen. Vergl. physiol. Studien an den Küsten der Adria. I. Abteilg. Heidelberg 1880.

49. P. Krüger, Über einige Appendikularien und Pyrosomen des Mittelmeeres. Bull. de l'Inst. Océanogr. Nr. 223. p. 1—6. 1912.

50. Lacaze-Duthiers et Y. Delage, Etudes anatomiques et zoologiques sur les Cynthiadées. Arch. de Zool. exp. et gén. II. sér. 1889.

51. — Etudes sur les Ascidies des côtes de France. Mém. de l'Acad. sc. de l'Inst. de France. 2. sér. T. XLV. Paris 1899.

52. H. de Lacaze-Duthiers, Les ascidies simples des côtes de France. Arch. de zool. exp. et gén. T. III. 1874.

53. F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 (Dissert.). 1890.

54. Lesueur, Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires recueillis dans la Méditerranée près de Nice. Nouv. Bull. d. Sc. de la Soc. Philom. T. III. 1813.

55. — Mém. sur l'organisation des Pyrosomes et sur la place qu'ils semblent devoir occuper dans une classification naturelle. Nouv. Bull. de Sc. de la Soc. Philom. 1815.

56. J. Lister, Some observations on the structure and functions of tubular and cellular Polypi, and of Ascidiae. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. II. Teil. 1834.

57. J. Loeb, Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie und vergl. Psychologie mit bes. Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. Leipzig 1899.

58. R. Magnus, Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Mitteilg. Zool. Station Neapel. Bd. XV. 1901.

59. M. Marey, Mémoire sur la pulsation du cœur. Physiologie expér. Travaux du laboratoire de M. Marey. Paris 1875.

60. Meyen, Über das Leuchten des Meeres. Acta Acad. Leop.-Carol. Vol. XVI. Suppl. 1834.

61. Milne-Edwards, La circulation du sang chez les Pyrosomes. C. Rend. Paris. T. X. 1840. p. 284 oder Ann. des Sc. nat. 2. sér. T. XII. (Zool.). p. 375. 1839.

62. G. Neumann, Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition. Die Pyrosomen. Bd. XII. 4. Liefg. Jena 1913.

63. Nicolai. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Salpenherzens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abteilg. 1. u. 2. Heft. 1908.

64. W. Pascheles, Über den Einfluß der Temperaturveränderungen auf die Tätigkeit des Froschherzens. Zeitschr. f. Heilk. Bd. XIII. 1892.

65. Panceri, Phosphorescence des animaux marins. Ann. des sciences nat. 5. sér. T. XVI. 1872.

66. — Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi. Rendic. dell'Accad. d. Sc. fis. e mat. XI. Napoli 1872.

66a. — Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi. Atti dell'Accad. d. Soc. fis. e mat. Vol. V. 1873.

67. Pavesi, Intorno alla circulatione del sangue nel Pyrosoma, studiata negli embryoni. Rendic. dell'Accad. d. Sc. fis. e mat. Vol. XI. Napoli. p. 25—33. 1872.

68. Péron, Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma. Ann. du Muséum d'hist. natur. T. IV. p. 437. 1804.

69. A. Pizon, Développement du système vasculaire colonial chez les Botryllidés. Bull. de la Soc. Philom. Paris. VIII. sér. T. III. 1890/91.

70. — Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. I. Teil. Bull. des sc. nat. Nantes. T. IX. 1899.

71. — Dasselbe II. Teil. Ibid. Nantes. T. X. 1900.

72. — Méthode d'observation des animaux coloniaux; application à l'étude de l'évolution des Tuniciers bourgeonnantes. Zoologenkongreß V. Berlin 1901.

73. — Physiologie du cœur chez les colonies de Diplosomes. Compt. rend. Paris oder Ann. de Sc. nat. (1892). 1902.

74. — Nouvelles observations sur le mécanisme de la circulation chez les Tuniciers. 6. Congr. intern. de Zool. C. R. des Séances. Bern. 1904.

75. O. Polimanti, Über das Leuchten von Pyrosoma elegans Lesueur. Zeitschr. f. Biol. München. Bd. LV. 1911.

76. Br. Radziszewski, Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. Liebigs Ann. d. Chemie. Bd. CCIII. 1880.

77. W. B. Ransom, On the cardiac rythm of invertebrata. Journ. of Physiol. Vol. V. Nr. IV. 1884.

78. Roule, Recherches sur les ascidies simpl. des côtes de Provence. Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. Zool. T. II. 1884/85.

79. — Recherches sur les ascidies simples des côtes de Provence. Ann. des Sc. nat. VI. sér. Zool. T. XX. 1885.

80. Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung des Pyrosomen. Zool. Jahrb. Bd. IV. S. 424—477. Bd. V. S. 1—98. 1892.

81. Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. part. 1. fasc. Paris. II. mém. Observations sur les Alcyons à deux oscules apparents, sur les Botrylles et sur les Pyrosomes. 1816.
82. L. S. Schultze, Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Jenaer Zeitschr. Bd. XXXV. 1901.
83. Seeliger, Zur Entwicklungsgesch. d. Pyrosomen. Jenaer Zeitschr. Bd. XXIII. S. 595—658. 1889.
84. — Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Ergebnisse d. Plankton-Exped. Bd. II E. b. 1895.
85. Ussow, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. Mém. Soc. imp. des Natur. de Moscou. T. XXIII. (Russisch!). 1876.
86. J. v. Uexküll, Leitfaden in das Studium der experim. Biologie. Wiesbaden. 1905.
87. Vogt, Zool. Briefe. Naturgesch. d. lebenden und untergegang. Tiere. Bd. I. 1851.
88. — Bilder aus dem Tierleben. Frankfurt 1852.
89. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. II. mém. sur les Tuniciers nageants dans la mer de Nice. Mém. de l'Inst. Génèvois. T. II. 1854.
90. Vogt und Young, Lehrbuch der praktischen vergl. Anat. Bd. II. Braunschweig 1889—1894.
91. N. Wagner, Recherches sur la circulation du sang chez les Tuniciers. Mél. Biol. tir. du Bull. de St.-Pétersbourg. T. X. p. 399—405. 1866.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

Bg, Bindegewebe;
ent, Entoderm;
ect., Ectoderm;
Hz., Herz;
p.c., Pericard;
Mz., Mesenchymzellen;
Do, Dotter;
R., Herzraphe;
E.R., zur Knospe gehendes Entodermrohr;
L.R., Längsrippe;
D.z., dorsale Zellhaufen;
ä.P.e,. äußeres Peribranchialepithel;
R.z., Rückenzapfen;
K.s., Kiemenspalte;
End., Endostyl;
s.v.pr., Sinus ventralis praebranchialis;
s.v.l., Sinus ventralis lateralis;
s.v.m., Sinus ventralis medianis;
s.d.pr., Sinus dorsalis praebranchialis;
s.d.l., Sinus dorsalis lateralis;
s.d.m., Sinus dorsalis medianis;
s.per., Peripharyngealsinus;
m.g., Mantelgefäß;
s.an.d. und *v.*, dorsales und ventrales Egestionsgefäß;
s.st., Stolonensinus;
P.R., Peribranchialröhre;
G.str., Genitalstrang;
Pc.str., Pericardstrang;
N.R., Nervenrohr;
K.g., Kiemengefäß;
s.stom.gen., Sinus stomaco-genitalis;
s.stom.int., Sinus stomaco-intestinalis;
G, Ganglion;
L.o., Leuchtorgan;
Kn, Knospe;
T, Hoden;
O, Ovar.

Tafel XV.

Fig. 1. Ascidiozoid. Gesamtkreislauf.

Fig. 2. Cyathozoid. Gesamtkreislauf.

Tafel XVI.

Fig. 1—9. Ascidiozoid.

Fig. 1. Schnitt durch die Ventralregion zur Darstellung der Gefäße.

Fig. 2. Schema der Endigungen der Ventralgefäße.

Fig. 3. Querschnitt durch die Dorsalregion.

Fig. 4. Querschnitt durch die Dorsalregion mit den dorsalen Mesenchymzellhaufen.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Oesophagusendigung in den Kiemendarm, die begleitenden zwei Gefäße zeigend.

Fig. 6. Querschnitt durch ein Kiemenquergefäß mit ansetzender Längsrippe.

Fig. 7. Aufsicht auf einen Teil der Herzwand.

Fig. 8. Herzquerschnitt.

Fig. 9. Stoloquerschnitt.

Fig. 10. Cyathozoid. Querschnitt durch das Herz.



Über den Bau und die Entwicklung des Spinnapparates bei Embien.

Von

M. Rimsky-Korsakow
(St. Petersburg).

Mit 1 Figur im Text und Tafel XVII u. XVIII.

Unsere Kenntnisse in bezug auf den eigentümlichen Spinnapparat der interessanten Insektengruppe *Embiodea* sind sehr mangelhaft. GRASSI und SANDIAS waren die ersten Autoren, welche über die Spinndrüsen der Embien in einem Appendix zu ihrer bekannten Termitenarbeit (1897—98) Mitteilungen gemacht haben. Sie beschreiben die bläschenförmigen Drüsen und ihre Ausführungskanäle, welche an der Spitze besonderer Haare münden. MELANDER (1902) gibt eine kurze Beschreibung der Drüsen bei der von ihm entdeckten amerikanischen Art, *Anisembia texana* (Mel.): er fand die eigentümlichen Ampullen, mit denen die Ausführungsgänge anfangen. VERHOEFF (1904) erwähnt die Drüsen in seiner Arbeit über die äußere Morphologie der Embien. KUSNEZOV (1904) beschreibt kurz (ohne Zeichnungen) den Spinnapparat seiner *Haploembia taurica* (Kusn.). Etwas eingehender sind die Drüsen von mir (1905) bei Embien aus Villefranche sur Mer beschrieben worden. In den beiden systematischen Monographien der Embiiden, die unlängst erschienen sind (KRAUSS, 1911 und ENDERLEIN, 1912), sowie in der Arbeit von FRIEDERICHS (1906), welche die Biologie der mediterranen Arten der Embien behandelt, finden wir keine neuen Angaben über den Bau der Drüsen.

In der vorliegenden Arbeit möchte ich einige Resultate meiner Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung des Spinnapparates der Embien mitteilen, die ich bei der Untersuchung der Regeneration der Beine dieser Insekten gemacht habe (über Regene-

ration der Extremitäten bei Embien soll an andrer Stelle mitgeteilt werden). Als Material dienten mir hauptsächlich die beiden Arten *Embia ramburi* R.-Kors. und *Haploembia solieri* (Ramb.), die in der Umgebung von der Russischen Zoologischen Station in Villefranche sur Mer zahlreich vorkommen und die von meiner Frau und mir 1909 und 1910 gesammelt worden sind. Einige konservierte Exemplare von *Haploembia taurica* erhielt ich von Herrn J. PHILIPTSCHENKO, wofür ich ihm herzlichst danke. Ganze Tiere oder bloß abgeschnittene Vorderbeine derselben wurden mit der heißen Flüssigkeit von GILSON, mit Jodjodkalium, Sublimatessigsäure, mit der Flüssigkeit von CARNOY u. a. fixiert. Als Färbung benützte ich Boraxkarmin nach GRENACHER oder DELAFIELDsches Hämatoxylin; nachgefärbt wurde mit Bleu de Lyon, Eosin, nach MALLORY, VAN GIESSON und BLOCHMANN. Einbettung in Paraffin; die Schnitte sind 4—5 μ dick.

Bevor ich zur Beschreibung des Spinnapparates übergehe, möchte ich hier nochmals die von ENDERLEIN ausgesprochene Meinung über die Bedeutung der Metatarsaldrüsen der Embien in aller Kürze besprechen. Der genannte Autor spricht nämlich (1903, 1909) diesen Drüsen die Bedeutung eines Spinnapparates ab; er meint, daß ihr Secret zur Erhärtung des aus der Unterlippe abgeschiedenen Spinnfadens diene oder die Haare vor einer Verklebung mit dem Spinnfaden schütze, (beide Funktionen seien möglicherweise gleichzeitig wirksam). Als Spinndrüsen möchte er ein Paar vermeintlicher Drüsen, die an der Unterlippe enden sollen, ansehen. Nun habe ich 1910 nachgewiesen, daß es solche Drüsen bei Embien gar nicht gebe und daß die Metatarsaldrüsen der Vorderbeine in Übereinstimmung mit GRASSI und SANDIAS, MELANDER, KUSNEZOV und FRIEDERICHS, als echte Spinndrüsen bezeichnet werden müssen. Desto merkwürdiger erscheint es, daß ENDERLEIN in seiner neulich erschienenen monographischen Beschreibung der Embien aus der Sammlung von SELYS LONGCHAMPS (1912) in dem Kapitel »Zur Physiologie des Spinnens« bei seinen früheren Äußerungen anscheinend festhält, da er dasselbe wiederholt, was er 1909 geschrieben hatte. Er führt einen Brief an ihn von Prof. VOSSELER an, wo der letztere behauptet, die Ausscheidung des Spinnstoffes aus den Vorderbeinen der Embien nicht gesehen zu haben. Selbstverständlich hat diese negative Behauptung keinen Wert, wenn wir dieselbe mit den positiven Angaben andrer Autoren vergleichen. ENDERLEIN erwähnt nur kurz am Schlusse des Kapitels meine Entgegnung, ohne das wichtigste anzuführen, nämlich, daß die der Vordertarsen beraubten

Embien keinen Spinnstoff ausscheiden. Er führt zugleich meine Angaben über das Vorhandensein bei Embien bloß eines Paares von Kopfdrüsen (Speicheldrüsen), die am Hypopharynx ausmünden, an, zieht aber daraus keinen weiteren Schluß in bezug auf seine Behauptungen[1]).

Der Spinnapparat aller Embienarten befindet sich in dem stark aufgeblasenen ersten Tarsalglied (Metatarsus) der Vorderbeine. Dasselbe ist mehr oder weniger eiförmig; von unten ist es flach, von oben gewölbt und mit einer krummen, ziemlich tiefen Längsfurche versehen, die am Proximalende des Gliedes allmählich verschwindet. An der Unterseite des Metatarsus verläuft eine gerade schmale Medianfurche. Es finden sich auf dem Gliede drei Arten von Haaren: 1) gewöhnliche, ziemlich gleichmäßig auf dem Gliede verteilte Haare; 2) viele kleine dornartige Haare (Taf. XVII, Fig. 6) an der Unterseite des Gliedes (sie werden von Verhoeff (1904) als Häutungshaare bezeichnet, da er glaubt, daß sie bei dem Abwerfen der Chitinhaut tätig sind); 3) besondere Haare mit den Ausführungsgängen der Spinndrüsen auch nur auf der Unterseite des Gliedes (Taf. XVII, Fig. 6). Diese Haare sind etwas länger und dicker als die gewöhnlichen und sind an der Spitze mit einem lanzettförmigen Anhängsel versehen, der die Öffnung des Ausführungskanals enthält. Daneben findet sich ein kleineres haarförmiges Anhängsel (Taf. XVIII, Fig. 6). Die Drüsenhaare sind nicht nur auf dem ersten Gliede der Vordertarsen verteilt, sondern finden sich auch auf dem zweiten Gliede, in welches die Ausführungsgänge einiger Drüsen des ersten Gliedes hereintreten.

Wir gehen jetzt zur Beschreibung der Spinndrüsen über und müssen sofort darauf aufmerksam machen, daß die Bilder, welche wir auf den Schnitten durch den Metatarsus zu sehen bekommen, die größte Mannigfaltigkeit aufweisen. Es können kaum zwei Exemplare der Tiere aufgefunden werden, die in dieser Beziehung einander ganz gleich wären. Der Grund dieser Verschiedenheiten in dem Aussehen der Drüsen liegt in der Tätigkeit derselben, in dem Alter der Embien, so wie auch in dem Häutungsprozeß der Tiere. Es können vier Typen von Spinndrüsen unterschieden werden. Wollen wir zunächst denjenigen Bautypus betrachten, der als Ausgangstypus angesehen werden muß, da

[1] Die Arbeit von Krauss (1911) ist vor dem Erscheinen meiner Erwiderung an Enderlein gedruckt worden; dem Verfasser scheinen aber die oben angeführten Behauptungen Enderleins so unwahrscheinlich, daß er sie mit mehreren Ausrufungszeichen begleitet (S. 15, Anmerkung).

er den jungen eben aus dem Ei ausgeschlüpften Tieren eigen ist und da von ihm die übrigen Typen abgeleitet werden können. Die Drüsen, welche diesem ersten Bautypus angehören (Taf. XVII, Fig. 2), stellen mehr oder weniger kugelförmige Bläschen dar, in deren Hohlräumen der Spinnstoff — das Secret der Drüsen — sich befindet. Die Wandung eines solchen Bläschens besteht aus einer protoplasmatischen Masse, die eine große Anzahl von kleinen Kernen enthält. In einigen Fällen sind die Wandungen der Bläschen überall gleich dick, meistenteils bilden sie aber mehrere unregelmäßige Vorstülpungen nach außen. Wie die innere, so auch die äußere Oberfläche des Bläschens entbehren jeder Membran oder Hülle. Die Kerne sind gewöhnlich unregelmäßig in dem Protoplasma verteilt; manchmal bilden sie eine mehr oder weniger regelmäßige Reihe (Taf. XVIII, Fig. 5). Es gibt in den Drüsen keine Zwischenwände, die den Grenzen zwischen den einzelnen Zellen, aus welchen die Drüsen bestehen, entsprechen. In seltenen Fällen könnten noch einzelne kleine Auswüchse der Drüsenwandungen mit je einem Kerne als einzelne Zellen betrachtet werden (Taf. XVIII, Fig. 3). Die Drüsen stoßen teils aneinander, teils finden sich zwischen ihnen Zwischenräume, wo sich Blut vorfinden kann (Taf. XVII, Fig. 2). Manchmal kann man auf Schnitten gar keine Grenzen zwischen den einzelnen Drüsen sehen.

Der zweite Bautypus, welcher ziemlich selten vorkommt, ist auf der Fig. 3 der Taf. XVII dargestellt. Wir finden hier eine geringere Anzahl von Drüsen, sie sind aber alle im Vergleich mit dem ersten Typus viel größer und haben die Gestalt von Bläschen mit äußerst dünnen Wandungen. Sie sind als Bläschen des ersten Typus aufzufassen, bei denen die Hohlräume sich stark vergrößert haben, die Wände aber sehr dünn geworden sind. Solche Drüsen liegen dicht aneinander, so daß hier Zwischenräume fehlen. Die Kerne erscheinen da, wo die Wände dünn sind, stark zusammengepreßt; das Blut fehlt in diesem Falle in dem Gliede.

Die Drüsen des dritten Bautypus (Taf. XVII, Fig. 4) weisen immer gewisse Zwischenräume auf, wobei in den letzten kein Blut, sondern Spinnstoff vorhanden ist. In diesem Falle sind die Wandungen in einzelnen Stellen der Bläschen von sehr verschiedener Dicke, wie es sehr gut an der eben genannten Figur zu sehen ist: sehr oft verwandeln sich die Wandungen der Bläschen in äußerst feine Membranen.

Endlich sind bei den Drüsen des vierten Typus (Taf. XVII, Fig. 5) die Wandungen mehr oder weniger zerstört. Das Secret der Hohlräume der Bläschen steht mit dem Secrete, welches in den Zwischenräumen

sich befindet, in Verbindung. Auf den Schnitten sieht man alle Übergänge zwischen solchen Fällen, wo die Wandungen der Bläschen noch erhalten bleiben und solchen, wo sie fast gänzlich verschwinden. Dank der Mannigfaltigkeit der Form der Drüsen könnte man glauben, daß wir es hier mit verschiedenen Embienarten zu tun haben. In meiner ersten Embienarbeit (1905), als mir bloß wenige Exemplare der Tiere zur Verfügung standen, glaubte ich, daß bei *E. ramburi*, das Secret nur in den Hohlräumen der Drüsen sich vorfindet, in den Zwischenräumen aber fehlt (daß also bei dieser Art die Drüsen nur dem ersten Bautypus angehören); bei *H. solieri* hatte ich das Secret auch in den Zwischenräumen gesehen (der dritte Typus). Als ich aber später eine viel größere Anzahl von Schnitten angefertigt hatte, konnte ich zur Überzeugung gelangen, daß wie bei *E. ramburi* so auch bei *H. solieri* die Drüsen nach allen vier Typen gebaut sein können. Auf den Schnitten einiger andrer Embienarten konnte ich dieselbe Mannigfaltigkeit feststellen. Augenscheinlich haben wir es hier mit Verschiedenheiten der Lebenstätigkeit der Drüsen zu tun.

Es wäre von Interesse, die verschiedenen histologischen Bilder, die man auf den Schnitten durch die Spinndrüsen zu sehen bekommt, mit den Unterschieden in der Tätigkeit der Drüsen, d. h. mit der größeren oder kleineren Menge des ausgeschiedenen Spinnstoffes in Zusammenhang zu bringen. Wenn wir die Embien in der Gefangenschaft beobachten, bemerken wir, daß einige Exemplare sehr viel Spinnstoff ausscheiden, andre aber viel weniger. Um die Tiere mehr Spinnstoff ausscheiden zu lassen, nahm ich täglich das Gespinnst ab, welches sie in meinen Zuchtgläsern gesponnen hatten und so glaubte ich nach Verlauf von einigen Tagen und sogar Wochen bei solchen Exemplaren die Drüsen des dritten und vierten Typus aufzufinden. Die Erwartung hat sich aber nicht bewährt. Den histologischen Bau der Drüsen habe ich nur nebenbei bei den Regenerationsstudien untersuchen können; vielleicht wird es bei einer genaueren experimentellen Untersuchung der Frage auch gelingen, festzustellen, welches die Bedingungen sind, bei denen die Veränderungen in dem Bau der Drüsen vor sich gehen.

Was den Bau des Plasmas der Drüsen anbelangt, so hat dasselbe auf den Schnitten meistenteils ein feinkörniges Aussehen; auf einigen Präparaten (Taf. XVII, Fig. 9) besteht es aus kleinen Bläschen, wie es überhaupt oft in Drüsenzellen vorkommt. Oft sieht man in dem Plasma einzelne kleinere oder größere Vacuolen (Taf. XVIII, Fig. 2). Die Kerne der Drüsen sind gewöhnlich kugelförmig (nur bei den Drüsen des zweiten Typus sind sie, wie oben erwähnt, zusammengepreßt). Der Bau der

Kerne ist folgender: mehr oder weniger central findet sich der mit Eosin färbbare, ziemlich große Kernkörper, an der Peripherie liegen Chromatinkörner (Taf. XVII, Fig. 7); die Größe der Kerne in den einzelnen Drüsen, sowie in allen Drüsen desselben Individuums ist mehr oder weniger die gleiche; manchmal treffen wir größere oder kleinere Kerne beisammen. Die Innenfläche der Drüsenwände ist gewöhnlich vom Secret der Hohlräume abgesetzt (Taf. XVIII, Fig. 1); manchmal ist der innere Rand der Drüsenwandungen uneben.

Das Secret der Drüsen (der Spinnstoff), wie wir gesehen haben, kann entweder nur in den Hohlräumen der Drüsen oder auch nach außen von den letzten sich vorfinden, wobei sein Bau in dem zweiten Falle überall der gleiche ist. Sonst ist das Aussehen des Secretes, wie es auf den Schnitten erscheint, bei einzelnen Exemplaren der Embien äußerst verschieden. In dem lebenden Tiere ist das Secret sicher flüssig, wie es gewöhnlich in den Spinndrüsen der Arthropoden der Fall ist. Die Verschiedenheit in dem Bau des Secrets auf den Schnitten ist von den angewandten Fixierungsmitteln abhängig. Auf den Präparaten, die mit Sublimat konserviert worden waren, ist das Secret körnig (Taf. XVIII, Fig. 1), bei Fixierung mit heißem absoluten Alkohol erscheint es netzförmig (Taf. XVII, Fig. 4); manchmal (Taf. XVII, Fig. 9) hat das Secret ein Aussehen von großen Waben (wobei die meisten gleich groß, einige aber sich durch ihre Größe auszeichnen). In vielen Fällen kann man in den Hohlräumen der Drüsen eine schmale Randzone des Secretes unterscheiden, die wahrscheinlich andrer Konsistenz ist, als das übrige Secret, da sie eine intensivere Färbung aufweist (Taf. XVII, Fig. 3); manchmal erscheint diese Zone breiter und bildet Fortsätze in den Hohlraum der Drüse (Taf. XVIII, Fig. 1). Was überhaupt die Färbung des Secretes betrifft, so bleibt dasselbe auf den Präparaten gar nicht gefärbt oder färbt sich nur schwach. Bei der Bearbeitung nach Mallory bekommt das Secret eine bläulich-lila Farbe, die Blochmannsche Flüssigkeit färbt nur die eben erwähnte Randzone blau, indem der übrige Teil des Secretes gänzlich ungefärbt bleibt. Bei der Färbung nach van Giesson färbt sich das Secret lila. Das ausgeschiedene Secret (d. h. der Spinnstoff) färbt sich äußerst schwer; um das Gespinnst einer Embie zu färben, benutzte ich Methylviolett 6 B mit vorausgehender Beizung mit Tannin und Brechweinstein.

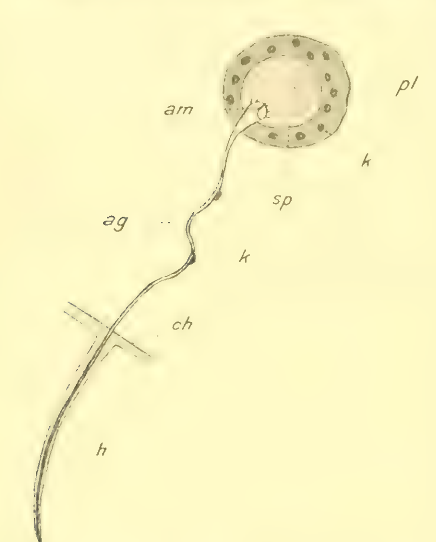
Wir haben schon bei der Betrachtung des Baues der Drüsen gesehen, daß in vielen Fällen die Menge des Protoplasmas in den Drüsen sich verringert, wobei gleichzeitig die Menge des Spinnstoffes zunimmt. Dieser Umstand läßt vermuten, daß das Plasma der Drüsen bei der

Bildung des Secretes verwendet wird. Das Studium der Präparate bestätigt diese Annahme in dem Sinne, daß hier ein unmittelbarer Übergang oder Verwandlung des Plasmas in das Secret beobachtet werden kann. Nicht auf allen Präparaten sieht man diesen Übergang, wohl aber auf den am besten fixierten. So verschwindet (Taf. XVII, Fig. 8) die Grenze zwischen der Innenfläche der Drüse und dem Secret, so daß es schwer zu entscheiden ist, wo das eine aufhört und das andre anfängt. Dasselbe bemerkt man auch auf der Außenfläche der Drüse (dieselbe Figur). Wir finden hier einen kegelförmigen Auswuchs des Drüsenplasmas mit vielen kleinen Vacuolen; man sieht auch die Reste der Kerne, die bei diesem Prozesse auch zerstört werden; an der Spitze des Kegels ist der Übergang des Plasmas in das Secret besonders deutlich. Dasselbe erscheint auch mit Deutlichkeit auf den dünnen Teilen der Drüsen, die auf Fig. 5 der Taf. XVII abgebildet sind.

Die Ausführungsgänge der Drüsen fangen an mit eigenartigen Ampullen, die in den Hohlräumen der Drüsen sich befinden und der Innenfläche der letzten anliegen. Eine Ampulle (Taf. XVIII, Fig. 7) stellt eine mehr oder weniger kugelige Erweiterung des Ausführungsganges mit vier ovalen Öffnungen und mehreren feinen haarförmigen Fortsätzen dar; außerdem bemerkt man auf der Ampulle mehrere äußerst kleine Dörnchen. Den Bau der Ampullen erkennt man am besten nicht auf den Schnitten, sondern auf Zerzupfungspräparaten; dabei werden die Ausführungskanäle einiger Drüsen mit ihren Ampullen freigelegt (Taf. XVIII, Fig. 7). Durch die Öffnung der Ampulle geht das Secret aus dem Hohlraume der Drüse in den Ausführungskanal, der ein äußerst feines Röhrchen darstellt (bestehend, wie auch die Ampulle, aus Chitin; färbt sich mit Eosin rosa und mit Blochmannscher Flüssigkeit blau). Der Anfangssteil der Kanäle geht durch die Wand der Drüse hindurch (Taf. XVIII, Fig. 5), weiter finden sich die Kanäle in den Zwischenräumen der Drüsen und treten in die bereits beschriebenen Haare herein, um an der Spitze derselben nach außen zu münden (Taf. XVIII, Fig.6). Die Breite der Ausführungsgänge ist überall die gleiche mit Ausnahme des Anfangsteiles, wo sie etwas größer ist; beim Hereintreten in das Haar wird der Kanal etwas schmäler. Einige Ausführungskanäle sind verhältnismäßig kurz (hauptsächlich bei denjenigen Drüsen, die in der Nähe von der Hypodermis liegen) und mehr oder weniger gerade; andre sind lange, mehrmals gewundene Röhrchen (Taf. XVIII, Fig. 8); wie früher schon gesagt, treten einige von ihnen in das zweite Tarsalglied.

In meiner Arbeit 1905 habe ich geschrieben, daß die Ausführungs-

gänge der Drüsen kein Plasma und keine Kerne enthalten und bloß aus feinster Chitinschicht bestehen. Ich muß jetzt diese Behauptung aufgeben, da ich, dank dem viel reicheren Material, das Vorhandensein von ein bis zwei kleinen spindelförmigen Kernen, die den Röhrchen dicht anliegen, feststellen konnte (Taf. XVIII. Fig. 2 u. 8). Was das Plasma anbetrifft, so merkt man davon keine Spur. Die Kerne findet man nicht auf allen Präparaten; in denjenigen Fällen, wo die Drüsen einander dicht anliegen (der erste und der zweite Typus) ist es unmöglich, auf den Schnittserien die Kanäle zu verfolgen; falls wir aber mit solchen Drüsen zu tun haben, wo viel Spinnstoff zwischen den Drüsen vorhanden ist, so können manchmal die Kerne der Kanäle aufgefunden werden.



Schema einer Spinndrüse von *Embia*. *pl*, Plasma; *k*, Kerne; *sp*, Spinnstoff; *am*, Ampulle; *ag*, Ausführungsgang; *ch*, Chitin; *h*, Haar.

Wir müssen jetzt die Frage aufwerfen, auf welche Weise die Ausscheidung des Spinnstoffes aus den Ausführungsgängen zustande kommt. Bei der früheren Beschreibung des Spinnapparates der Embien (1905) habe ich die Bemerkung gemacht, daß der Mechanismus der Ausscheidung ziemlich unverständlich sei, da hier jede Einrichtung zum Herauspressen des Secretes fehle (es ist wohl bekannt, daß eine solche Einrichtung in den Spinndrüsen der Raupen und andrer Insektenlarven existiert). Enderlein (1909) führt diese meine Bemerkung als einen Beweis für seine Meinung an, daß diese Drüsen keinen Spinnapparat vorstellen. Später (1910) habe ich schon darauf hingewiesen, daß obgleich hier kein Preßapparat vorhanden ist, das Secret in den Kanälen wie in Kapillarröhren aufsteigen kann. Enderlein hält es nicht für möglich, daß das Secret der Drüsen eine Flüssigkeit wäre; die körnige Struktur des Secretes auf den Präparaten läßt nach seiner Meinung diese Vermutung nicht zu. Dieser Schluß ist gewiß unbegründet, da das Secret zweifellos eine Flüssigkeit vorstellt, die beim Heraustreten nach außen, sowie bei Fixierung der Tiere, erstarrt; in dem letzten Falle gerinnt das Secret und weist einen netzigen oder körnigen Bau auf.

In den Spinndrüsen der Insektenlarven ist das Vorhandensein eines Apparates, welcher das Secret aus dem Ausführungsgange herauspreßt, eine Notwendigkeit, da die Ausführungsgänge der Drüsen verhältnismäßig breite Röhren darstellen, die eine große Quantität des Spinnstoffes enthalten, die Öffnung aber an der Spinnwarze der Larven viel enger ist; außerdem muß der Spinnfaden in dem kurzen gemeinsamen Ausführungsgange aus zwei Teilen, die in dem rechten und dem linken Gange gebildet werden, zusammengesetzt werden. Bei andern Tieren, wie z. B. bei Spinnen, wo die Ausführungskanäle auch aus feinen Röhrchen bestehen, welche auf den Spinnwarzen mit kleinen Öffnungen endigen, fehlt auch jegliche Einrichtung zum Herauspressen des Secretes. Wie oben gesagt, sammelt sich das Secret bei Embien in den Hohlräumen der Drüsen, tritt durch die Ampullen in die Kanäle und bewegt sich in denselben, wahrscheinlich infolge der Kapillarität. Es fragt sich nun, wie wird es durch die Öffnungen der Haare ausgeschieden und wie die äußerst feinen Fäden, aus denen das Gespinnst der Embien besteht, gebildet werden. Wann kommt nämlich die Ausscheidung zustande? Kann das Tier nach seinem Willen das Heraustreten des Secretes bewerkstelligen oder einstellen? Solche Fragen können natürlich nur annähernd beantwortet werden. Wie es scheint, kann das Secret bei Embien ausgeschieden werden, ohne daß der Ausführungskanal auf irgend eine Weise gepreßt wird; das einzige, was man voraussetzen könnte, ist ein gewisser Druck auf den Endteil des Kanals, der den oben erwähnten lanzettförmigen Anhang bildet (Taf. XVIII, Fig. 6), seitens des Substrates, auf dem das Tier sich befindet. Während des Spinnens bewegen die Tiere energisch ihre Vorderbeine nach verschiedenen Richtungen, indem sie mit den Enden der Haare den einen oder den andern Gegenstand berühren. Minimale Quantitäten des Secretes, die dabei ausgepreßt werden, erstarren in der Luft. Es ist unmöglich, die Bildung des Spinnfadens selbst unter dem Mikroskop zu verfolgen. Wahrscheinlich spielt hier eine gewisse Rolle die zugespitzte Form des Endanhanges der Haare. Die Ausscheidung des Spinnstoffes geschieht bei Embien nicht fortwährend und es wird in dieser Beziehung die größte Mannigfaltigkeit bei einzelnen Individuen beobachtet, denn einige Exemplare scheiden sehr viel Spinnstoff aus, andre verhältnismäßig wenig; manchmal spinnt eine Embie während mehrerer Tage gar nicht und fängt nachher wieder an zu spinnen. Die Vermutung, daß die Tiere einige Zeit lang nicht imstande wären, den Spinnstoff auszuscheiden, ist kaum annehmbar; wir haben dazu keine Gründe, da, wie wir gesehen haben, in dem Metatarsus immer große Mengen von Spinnstoff

vorhanden sind. Nur während der Häutungsperiode kann die Ausscheidung des Spinnstoffes wirklich abnehmen, da während der Häutung, wie wir gleich sehen werden, die Spinndrüsen sehr oft zum Teil zerstört werden; somit ist es ganz verständlich, daß die Embien dabei gewöhnlich in ihrem Gespinnst ruhig sitzen und kein neues spinnen. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Embien imstande sind, nach ihrem Willen die Spinntätigkeit anzufangen, sowie auch aufhören zu lassen.

In dem ersten Tarsalglied der Vorderbeine finden sich außer dem Spinnapparat noch folgende Teile: eine Sehne, die durch den Tarsus zu den Krallen hinzieht (Taf. XVIII, Fig. 10), ein Nerv (Taf. XVII, Fig. 2) und mehrere feine Membranen, die längs des Gliedes verlaufen (Taf. XVII, Fig. 4). Diese Membranen bestehen aus einer äußerst dünnen Plasmaschicht und einer Anzahl von kleinen unregelmäßig zerstreuten Kernen (Taf. XVII, Fig. 5). Da wo die Membranen zur Hypodermis herantreten, findet sich manchmal in denselben etwas Pigment; dieser Umstand beweist natürlich, daß die Membranen Derivate der Hypodermis vorstellen. Es sind vier Membranen vorhanden; sie teilen die Höhle des Gliedes in vier Kammern, die untereinander nicht gleich groß sind. Die Lage der Membranen sieht man auf der Fig. 4 der Taf. XVII. Wir sehen, daß von der Hypodermis der Oberseite des Gliedes folgende Membranen anfangen: die eine Membran zieht seitwärts, die zweite dringt in das Innere des Gliedes ein, um wieder nach der Oberseite zurückzukehren und an die Hypodermis anzutreten (die Anheftungsstelle ist durch den Schnitt nicht getroffen); die dritte Membran verbindet die Oberseite mit der Unterseite. Die vierte Membran fängt an der Unterseite an, geht in das Innere des Gliedes und endigt zusammen mit der zweiten an der Seite desselben (die Anheftungsstelle ist nicht getroffen). An einigen Stellen liegen die Membranen so nahe aneinander, daß sie als eine Membran aufgefaßt werden können. So viel bekannt, fehlen gewöhnlich solche Membranen den Tarsen andrer Insekten; nur Dewitz (1884) hat ähnliches bei *Decticus* beschrieben (es fehlen aber da anscheinend die Kerne). Nicht weit von der Hypodermis der Unterseite sieht man die Sehne und an einigen Stellen finden sich zwischen den Membranen die Tracheenäste (Taf. XVII, Fig. 5).

Wir gehen jetzt zu der Frage von der Anzahl der Drüsen in verschiedenen postembryonalen Entwicklungsstadien, sowie von der Neubildung der Drüsen während der Wachstumsperiode der Tiere über.

Der Spinnapparat ist bei eben aus den Eiern ausgeschlüpften 2 mm langen Tierchen schon ausgebildet und besteht aus 14—15 Drü-

sen. Auf Querschnitten durch die Mitte des ersten Tarsalgliedes finden wir gewöhnlich vier Drüsen (Taf. XVII, Fig. 6). In dem zweiten Stadium haben die Tiere etwa 22 Drüsen; weiter nimmt die Zahl der Drüsen rasch zu: so zählen wir bei dem vierten Stadium bis 46 Drüsen, bei den erwachsenen Tieren von *E. ramburi* bis 115. Wir müssen sofort die Bemerkung machen, daß wir diese Zahlen bei denjenigen Drüsen erhalten, die dem ersten und zum Teil dem dritten Bautypus angehören, d. h. wenn die Drüsen verhältnismäßig klein bleiben. In denjenigen Fällen aber, wo wir mit den Drüsen des zweiten und vierten Typus zu tun haben, d. h. die Drüsen verhältnismäßig groß sind, bekommen wir schon ganz andere Zahlen. So zählen wir bei *E. ramburi* des achten Stadiums bloß 68 solche Drüsen. Jedenfalls nimmt die Zahl der Drüsen mit dem Alter zu, bei einigen Exemplaren mehr, bei andern weniger. Da die Ausführungskanäle der Drüsen in die Haare hereintreten, so könnte man schon a priori voraussetzen, daß die Bildung neuer Drüsen mit der Häutung im Zusammenhang stehe, da nur während derselben neue Haare entstehen können. So geschieht es auch tatsächlich. Um somit die Bildung neuer Drüsen zu verfolgen, muß man die Embien während der Häutung untersuchen. Das Studium wird dadurch erleichtert, daß bei den Embien vor der Häutung die Spitzen der Cerci hell werden, was natürlich von dem Abheben der alten Chitinhaut abhängt. Das Hellwerden der Cerci wird 10—12 Tage vor dem Eintritt der Häutung beobachtet. Ich habe eine ziemlich große Anzahl von Embien mit hellen Cerci oder solche Exemplare, die sich eben gehäutet haben, konserviert und geschnitten.

Der Bau des Spinnapparates, den man auf den Schnitten durch die Tiere, die sich zur Häutung vorbereiten, beobachtet, zeichnet sich durch größte Mannigfaltigkeit aus. Bei einigen Exemplaren weisen die Spinndrüsen ihren normalen Bau auf, in andern Fällen fällt die Zerstörung einzelner oder aller Drüsen auf. Derartige Zerstörung geschieht nicht auf die Weise, wie der Übergang des Drüsenplasmas in den Spinnstoff, wovon früher die Rede war, sondern wir sehen hier eine echte Zerstörung der Drüsen; es bilden sich in denselben viele Vacuolen und die Drüsen zerfallen in mehrere Teile (Taf. XVIII, Fig. 9). Es muß bemerkt werden, daß dabei keine Phagocytose stattfindet. Bei jungen Tieren zerfallen alle Drüsen, was man auf dem Präparate einer Embie, die sich vor dem Übergange in das vierte Stadium befindet, sehen kann (Taf. XVIII, Fig. 10); meistenteils wird nur ein Teil der Drüsen zerstört. Auf mehreren Präparaten läßt sich die Anwesenheit von kleinen neuen Drüsen neben den alten zerfallenden nachweisen. So bemerken wir

auf der Fig. 12 der Taf. XVIII eine kleine Drüse, die nur zwei Kerne enthält; der Hohlraum der Drüse und der lange Ausführungsgang mit zwei Kernen, der bis zur Hypodermis reicht, sind deutlich zu sehen. Auf der Fig. 11 der Taf. XVIII sieht man, daß die Zellen, aus welchen später die Drüsen entstehen, von der Hypodermis sich absondern. Diese Zellen, soweit man nach den Präparaten urteilen kann, tragen nach der Absonderung von der Hypodermis einen amöboiden Charakter. Sie migrieren mehr oder weniger in das Innere des ersten Tarsalgliedes und verschmelzen untereinander. Noch vor der Verschmelzung einzelner Zellen bildet sich schon in einigen von ihnen ein Hohlraum, der als Anlage des künftigen Hohlraumes der fertigen Drüse dient (Taf. XVIII, Fig. 13); der letzte muß also als intracellular betrachtet werden. An den Wandungen dieses ursprünglichen Hohlraumes (nach der Verschmelzung mit der zweiten Zelle) entwickelt sich die Ampulle; somit fällt der Hohlraum der Ampulle mit dem ursprünglichen Hohlraum der Drüse, die sich zu vergrößern anfängt, zusammen. Was die Bildung des Ausführungsganges betrifft, so fängt sie zu der Zeit an, wo wir es noch mit einzelligen Drüsen zu tun haben. Der ursprüngliche Hohlraum der Drüse bricht nach außen durch und es entsteht der Anfangsteil des Ausführungsganges. Die weiteren Entwicklungsstadien des Ausführungsganges und ihr Hereinwachsen in die Haare habe ich nicht beobachten können.

Wichtig ist die Feststellung der Tatsache, daß die Drüsen der Embien als Resultat der Verschmelzung mehrerer Zellen — also als ein echtes Syncytium — in welchem die Grenzen einzelner Zellen gar nicht zu unterscheiden sind — aufgefaßt werden müssen. Früher (1905) meinte ich, daß die Spinndrüsen der Embien einzellige mehrkernige Drüsen vorstellen. Als Beweisgründe habe ich folgendes angeführt: 1) das Fehlen der Zwischenwände, 2) kernlose Ausführungsgänge und 3) Analogie mit einzelligen Beindrüsen andrer Insekten. Die erste Tatsache ist richtig, bekommt aber jetzt eine andre Deutung: das Verschwinden der Grenzen zwischen den Zellen infolge voller Verschmelzung. Die zweite Erwägung kann jetzt nicht mehr, wie wir gesehen haben, aufrecht erhalten werden. Was den Vergleich mit Beindrüsen andrer Insekten betrifft, so kann das nur als indirekter Beweis dienen und hat allein keine Bedeutung. Die Frage, mit was für Drüsen der Spinnapparat der Embien verglichen werden kann, wird noch am Schluß der Arbeit besprochen werden.

In den Vorlesungen über vergleichende Anatomie Bütschlis (1911) und in dem von Schröder herausgegebenen Handbuch der Ento-

mologie (in dem Kapitel 1 über Haut und Hautorgane von DEEGENER) werden die Spinndrüsen als einzellige Gebilde aufgefaßt. Diese Auffassung ist augenscheinlich meiner Arbeit (1905) entnommen worden und muß infolge des Obengesagten aufgegeben werden.

Wenn die Drüsen einzellig wären, so müßte das Vorhandensein der großen Anzahl von Kernen natürlich durch die Teilung derselben erklärt werden; ich konnte aber weder früher, noch jetzt etwaige Teilungsbilder in den Drüsen beobachten. Anderseits muß ich betonen, daß ich auf meinen Präparaten keine aufeinanderfolgenden Stadien der Verwandlung kleiner, 2—3 kerniger Drüsen in vollkommen ausgebildete, mehrkernige sehen konnte; ich konnte nur die Vereinigung einzelliger Drüsen mit zwei bis drei amöboiden Zellen beobachten (Taf. XVIII, Fig. 13 u. 14). Die Abtrennung neuer Zellen von der Hypodermis zur Zeit, wo Drüsen mit mehreren Kernen schon vorhanden sind, zeigen mehrere Präparate.

Ich möchte hier noch zwei interessante Fälle unvollkommener Entwicklung der Drüsen mitteilen. Ein Schnitt durch den Metatarsus eines erwachsenen Männchens von *E. ramburi* (Taf. XVIII, Fig. 15) weist mehrere einzelne ziemlich große Zellen, die der Hypodermis anliegen, die sich aber von ihr nicht abgetrennt haben, auf. Ich glaube, daß man sie als solche Zellen betrachten muß, die von der Hypodermis sich abtrennen und Spinndrüsen bilden sollten, in diesem Falle aber an ihrem Entstehungsort geblieben sind. Eine andre Deutung kann kaum vorgeschlagen werden, da solche Zellen überhaupt nie in den Tarsen der Embien vorkommen; ihrer Lage nach erinnern sie an die Häutungsdrüsen der Collembolen, die von PHILIPTSCHENKO (1906) beschrieben worden sind; solche Drüsen sind aber in den Beinen der Embien nicht vorhanden, dabei sind diese Zellen bei einem erwachsenen Männchen aufgefunden worden, das sich also nicht mehr häuten sollte.

Bei einem andern erwachsenen Männchen erwies sich auch eine Reihe von unvollständig entwickelten einzelligen Drüsen, die aber vollkommener waren, da sie die Verbindung mit der Hypodermis schon verloren hatten und einen Hohlraum, aber keine Ausführungsgänge besaßen. Wenn dieses Exemplar noch weiter leben würde (es wurde konserviert an dem Tage der Häutung), so wären die Drüsen in demselben unvollkommen entwickelten Zustande geblieben, da auf dem Präparate keine Zellen zu sehen waren, die sich diesen Drüsen anschließen würden; jedenfalls könnten sie sich nicht in normale Drüsen verwandeln, da die ihnen entsprechenden Haare bei diesem Exemplar sich nicht bilden konnten.

Es muß noch eine Frage besprochen werden, die mit dem Vorfinden des Secretes in den Zwischenräumen der Drüsen zusammenhängt. Vor allen Dingen muß der Umstand betont werden, daß dieses äußere Secret, jedenfalls in den Drüsen des dritten Typus (d. h. wenn dieselben abgeschlossene Bläschen vorstellen) nicht nach außen ausgeschieden werden kann; somit besteht in diesem Falle seine Bedeutung darin, daß es die Zwischenräume der Drüsen, gleich wie das Blut in den Drüsen des ersten Typus, ausfüllt. In den Drüsen des vierten Typus, wenn die Hohlräume der Drüsen mit den Zwischenräumen in Verbindung stehen, kann das äußere Secret in die Hohlräume der Drüsen hineintreten, in die Ausführungsgänge steigen und ausgeschieden werden. Es muß aber bemerkt werden, daß hier ein gewisser Überfluß des Secretes in dem Metatarsus vorhanden ist. Es genügt, die Fig. 5 der Taf. XVIII anzusehen, um sich von dem Ebengesagten zu überzeugen.

Wir haben gesehen, daß ein Teil der Drüsen der Embien während der Häutungen zerstört wird; auf diese Weise erscheint das Secret, welches in den Hohlräumen der Drüsen sich befand, nach ihrer Zerstörung auch unmittelbar in dem Hohlraume des ersten Tarsalgliedes. Daraus folgt, daß bei Embien, die sich wenigstens einmal gehäutet haben (also vom zweiten Stadium angefangen), das äußere Secret dreifacher Herkunft sein kann: erstens das Secret, welches durch die Umbildung der Außenfläche der Drüsen in den Spinnstoff entstanden ist; zweitens das Secret, das aus den Hohlräumen der Drüsen in die Zwischenräume herausgetreten ist (wenn wir es mit den Drüsen des vierten Typus zu tun haben), und drittens kann das das Secret des vorhergehenden Stadiums sein, welches sich auch in den Zwischenräumen der Drüsen oder in deren Hohlräumen befand, aber nach ihrer Zerstörung sich befreit hatte. Anderseits wissen wir, daß bei den Embien, die sich schon mehrmals gehäutet hatten (und sogar bei erwachsenen), das Secret in den Zwischenräumen der Drüsen gänzlich fehlen kann (Drüsen des ersten und zweiten Typus). In diesen Fällen wurden die Drüsen augenscheinlich gar nicht zerstört, anders müßte sich das Secret in dem Hohlraume des ersten Tarsalgliedes befinden. Folglich fand bei den Drüsen des ersten Typus (Taf. XVII, Fig. 2) nur die Neubildung der Drüsen (bei der Häutung), aber keine Zerstörung der alten statt. Was die Drüsen des zweiten Typus anbelangt (Taf. XVII, Fig. 3), so wurden auch hier offenbar bloß neue Drüsen gebildet, aber in geringerer Anzahl als beim ersten Typus, was dem Spinnapparat des zweiten Typus, wie wir wissen, eigen ist. In den Drüsen des zweiten Typus geschieht

an Stelle der Vergrößerung der Anzahl der Drüsen die Vergrößerung deren Hohlräume auf Kosten der Wandungen, die hier sehr dünn werden. Man muß hier hinzufügen, daß der Spinnapparat des zweiten Typus nur bei großen Embien, die sich in den letzten Stadien der postembryonalen Entwicklung befinden, beobachtet werden konnte. Die Sache stellt sich so vor, daß bei solchen Individuen der Spinnapparat in den früheren Entwicklungsstadien dem ersten Typus angehörte, wobei keine Zerstörung, sondern nur Neubildung der Drüsen stattfand; am Schluß der Entwicklung verwandelten sich die Drüsen des ersten Typus in den zweiten.

Der Übergang der Spinndrüsen des einen Typus in den andern während der postembryonalen Entwicklung kann durch folgendes Schema erläutert werden:

1. Typus

2. Typus 3. Typus

4. Typus

Einige Individuen behalten während des ganzen Lebens den ersten Grundtypus der Drüsen; andre gehen am Schluß der Entwicklung zum zweiten Typus über; die dritten gehen früher oder später, ganz oder teilweise, vom Grundtypus zum dritten über, die vierten gehen noch weiter und bekommen Drüsen des vierten Typus. Außerdem, beim Vorhandensein der Drüsen des dritten und vierten Typus entsteht dank der Bildung neuer Drüsen eine gewisse Anzahl Drüsen des ersten Typus, die nachher wieder Drüsen des dritten und vierten Typus geben usw.

Nachdem wir die postembryonale Entwicklung des Spinnapparates kennen gelernt haben, können wir zu seiner embryonalen Entwicklung übergehen. Die Schnitte durch die Eier der Embien auf späten Entwicklungsstadien, wenn die Extremitäten des Embryos schon vollständig ausgebildet sind, zeigen folgendes. Auf dem Schnitte durch das erste Glied des Vordertarsus sieht man eine Reihe von Zellen, die von der Hypodermis des Gliedes sich abtrennen und zum Teil sich schon abgetrennt haben (Taf. XVIII, Fig. 16). Diese Zellen haben ganz denselben amöboiden Charakter, wie die Zellen, aus denen die Drüsen während der postembryonalen Entwicklung entstehen. Die Fig. 17 (Taf. XVIII) zeigt den Schnitt durch den Tarsus auf einem späteren Entwicklungsstadium: in einigen Zellen haben sich Hohlräume schon

gebildet, andre Zellen vereinigen sich mit ihnen. Auf der Fig. 18 (Taf. XVIII) sehen wir vollkommen ausgebildete Drüsen mit Ampullen und Ausführungsgängen. Somit müssen wir auch auf Grund der embryonalen Entwicklung die Drüsen als Syncytien betrachten.

Es fragt sich nun, mit was für Drüsen andrer Insekten die Spinndrüsen der Embien verglichen werden können, und ob in ihrem Bau und Leben gemeinsame Züge mit Spinnapparaten andrer Insekten oder überhaupt Arthropoden vorhanden seien.

Alles oben mitgeteilte weist auf ungemeine Eigentümlichkeit der Spinndrüsen der Embien hin. Vor allem fällt in die Augen ihr Vorfinden in dem ersten Gliede der Vordertarsen. Bei allen andern Insekten kommen die Spinndrüsen in den Beinen nie vor. Überhaupt besitzen die Insekten Spinndrüsen nur im larvalen Zustande; gleich den Embien bilden Ausnahme bloß die Holzläuse (*Copeognatha*), bei denen als Spinnapparat ein Paar von Kopfdrüsen (nach Ribaga, 1902) tätig ist. Außerdem ist es möglich, daß bei den Männchen kleiner Dipteren aus der Gattung *Hilara* (Fam. *Empidae*) ebenfalls aus dem angeschwollenen ersten Gliede der Vordertarsen Spinnstoff ausgeschieden wird, obgleich genauere Angaben darüber in der Literatur gänzlich fehlen (s. bei Handlirsch, 1904). Am besten sind die Spinndrüsen verschiedener Larven (*Lepidoptera, Trichoptera, Hymenoptera* u. a.) bekannt. Als Spinndrüsen funktionieren auch Malpighische Gefäße bei Larven vieler Neuropteren (*Myrmeleo, Chrysopa* u. a.) und einiger Käfer (*Lebia scapularis, Phytonomus* u. a.)[1]. Der Bau und die Entwicklung der Spinndrüsen bei Embien weisen natürlich auf ihre Zugehörigkeit zu den Hautdrüsen hin, die bekanntlich bei den Insekten weit verbreitet sind. Was speziell die Beine betrifft, so finden wir bei vielen Insekten in verschiedenen Beingliedern Hautdrüsen. Als solche sind die sogenannten Steinschen Drüsen anzusehen; sie bestehen aus einer großen drüsigen Zelle mit einem langen Ausführungskanal, welcher von einer andern Zelle umgeben ist, von der in einigen Fällen bloß der Kern nachbleibt; der Ausführungsgang fängt in der Drüsenzelle mit einer Erweiterung (sogen. radiäres Bläschen) an. Diese Drüsen ähneln den Spinndrüsen der Embien, aber mit dem Unterschiede, daß hier bloß eine Drüsenzelle vorhanden ist, bei Embien aber, wie wir wissen, stellen die Drüsen ein Syncytium vor. Wenn wir aber den Umstand in

[1] Kurze Übersicht der Spinndrüsen bei Insekten findet man bei Handlirsch (1904), obgleich sie jetzt veraltet ist. Siehe auch bei Frédéricq (1910) im Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgegeben von Winterstein.

Betracht ziehen, daß die Spinndrüsen der Embien bei ihrer Entwicklung zuerst einzellig sind, später aber mit andern Zellen sich vereinigen, so können wir uns vorstellen, daß die Spinndrüsen der Embien auch phylogenetisch aus den Drüsen, die den STEINschen ähnlich waren, entstehen konnten. Das Zwischenstadium stellen die von NASSONOW (1900) für *Dytiscus marginalis* beschriebenen Beindrüsen vor, deren Zellen miteinander verschmelzen und ein Syncytium mit so vielen Ausführungskanälchen als Zellen in demselben vorhanden sind, bilden. Wenn wir uns jetzt vorstellen, daß ein Teil der Drüsenzellen vor der Bildung der Ausführungsgänge mit einer Zelle, die einen Ausführungsgang schon besitzt, verschmilzt, so haben wir den Fall, der bei Embien vorkommt. In den Tarsen einiger Insekten (*Telephorus*) sind auch einzellige Drüsen, deren Ausführungsgänge an den Haaren münden, beschrieben (DEWITZ, 1884). In verschiedenen andern Körperteilen der Insekten kommt eine ganze Reihe einzelliger Drüsen mit langen Ausführungsgängen vor (manchmal werden in den Ausführungsgängen Kerne beschrieben); sehr oft sammeln sich solche Drüsen gruppenweise und ihre Ausführungskanäle münden in einen gemeinsamen Ausführungsgang (Analdrüsen verschiedener Käfer u. a.)[1].

Bekanntlich besitzen viele Arthropoden Spinndrüsen in verschiedenen Extremitäten (einige Amphipoden, Pantopodenlarven, die Milbengattung *Tetranychus*). Die Mündungen der Spinndrüsen liegen bei *Scolopendrella* auf den Spinngriffeln, bei *Araneina* auf den Spinnwarzen (beide Gebilde müssen als Homologa der Extremitäten angesehen werden). Alle diese Drüsen sind sehr verschieden gebaut: am ähnlichsten den Spinndrüsen der Embien sehen die Drüsen der Pantopodenlarven aus. Sie bestehen (nach den Untersuchungen von DOHRN, MEISENHEIMER und V. DOGIEL [1913]) aus zwei großen Zellen mit je einem Hohlraume am Vorderende und besitzen einen röhrenartigen Ausführungskanal mit einem Kern; der Ausführungskanal mündet an einem Dorn des ersten Extremitätenpaares. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Drüsen der Embien zeigt auch die Drüse unbekannter Funktion in dem zweiten Gliede des zweiten Antennenpaares von *Oniscus murarius* (OST, 1906); sie besteht aus mehreren Zellen, die sich um einen gemeinsamen Hohlraum gruppieren.

In den Spinndrüsen andrer Insekten, zum Unterschied von Embien, sind die Zellgrenzen immer deutlich zu sehen. Ferner bemerkt man sehr oft in dem Plasma der Zellen das Secret in Form von Vacuolen,

[1] Zusammenstellungen über die Hautdrüsen der Insekten siehe bei NASSONOW (1901), BERLESE (1909) und DEEGENER (1912).

Körpeichen oder Fäden; das Secret wird aus den Zellen in den Ausführungsgang ausgeschieden, was in den Arbeiten von Gilson (1890, 1893) beschrieben ist; die Zerstörung der Zellen und der Übergang des Plasmas in den Spinnstoff wird bei andern Insekten nicht beobachtet. Die Zerstörung (Zerfall) der Drüsenzellen und unmittelbarer Übergang des Plasmas in das Secret ist überhaupt bei einer Reihe verschiedener Drüsen andrer Tiere beschrieben worden (sog. holocrine Drüsen); als Beispiel kann man die Tintendrüse der Cephalopoden (Girod, 1882) und die Giftdrüsen in der Haut der Fische *Scorpaena* und *Trachinus* (Pawlowsky, 1906) anführen. Was den periodischen Zerfall der Drüsen und die Neubildung bei den Häutungen anbetrifft, so steht diese Erscheinung unter den Insekten vereinzelt da. Die Periodicität in der Tätigkeit der Drüsen, die mit den Häutungen im Zusammenhang steht, wird bei sogenannten Versonschen (Häutungs-) Drüsen verschiedener Insekten beobachtet. Die Drüsen vergrößern sich bedeutend im Umfange vor dem Abwerfen der Chitinhaut, werden aber in den Zeiträumen zwischen den Häutungen viel kleiner; die Wachsdrüsen der Bienen (d. h. eigentlich Hypodermiszellen gewisser Körperteile) nehmen je nach der Jahreszeit ebenfalls stark an Größe zu, um später kleiner zu werden. Aber in beiden Fällen tritt keine Zerstörung der Drüsen ein. Auffallend ist auch die Fähigkeit der Spinndrüsen der Embien, das Secret nicht nur in den Hohlraum, sondern auch nach außen auszuscheiden. Derartige Fähigkeit ist nur dank dem Fehlen jeglicher Membran (tunica) auf der Außenseite der Drüse möglich (die Innen- und Außenfläche sind hier einander ganz ähnlich). Mir sind keine Fälle bekannt, wo das Secret wie bei Embien nach der Außenseite der Drüsen ausgeschieden werden könnte.

St. Petersburg, im August 1913.

Literaturverzeichnis.

1909. A. Berlese, Gli Insetti. Vol. I. Milano.

1910. O. Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Lief. I. Leipzig.

1912. P. Deegener, Haut und Hautorgane. Handbuch der Entomologie, herausg. von Chr. Schröder. Lief. I. Jena.

1884. H. Dewitz, Über die Fortbewegung der Tiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXIII.

1913. V. Dogiel, Materialien zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. St. Petersburg. (Russisch.)

1903. G. ENDERLEIN, Über die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. Bd. XXIV.

1909. — Die Klassifikation der Embiidinen, nebst morphologischen und physiologischen Bemerkungen, besonders über das Spinnen derselben. Zool. Anz. Bd. XXXV.

1912. — Embiidinen monographisch bearbeitet. Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps. Fasc. III. Bruxelles.

1910. L. FRÉDÉRICQ, Die Secretion von Schutz- und Nutzstoffen. Handb. d. vergleich. Physiologie, herausg. von WINTERSTEIN. Lief. IV. Bd. II. Jena.

1906. K. FRIEDERICHS, Zur Biologie der Embiiden. Mitt. zool. Mus. Berlin. Bd. III.

1890. G. GILSON, La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. La Cellule. T. VI.

1893. — La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères, Suite. Trichoptères. Ibidem. T. X.

1882. P. GIROD, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Arch. zool. Expér. T. X.

1897—1898. B. GRASSI e A. SANDIAS, The Constitution and Development of the Society of Termites. Appendix II. Contributions to the Study of the Embiidae. Quart. J. microsc. Sc. (n. s.). Vol. XXXIX and XL.

1904. A. HANDLIRSCH, Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. XXVII.

1911. H. KRAUSS, Monographie der Embien. Zoologica. Hft. 60.

1904. N. KUSNEZOV, Observations on Embia taurica Kusnezov from the southern coast of the Crimea. Horae Soc. entomol. Ross. Vol. XXXVII.

1902. A. MELANDER, Two new Embiidae. Biol. Bull. Marine biol. Labor. Woods Holl, Mass. Vol. III.

1900. N. NASSONOV, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Integumente bei Insekten. Berichte d. Universität Warschau. (Russisch).

1901. — Handbuch der Entomologie. I. Integument der Insekten. Warschau. (Russisch).

1906. J. OST, Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei Arthropoden. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. XXII.

1906. E. PAWLOVSKY, Hautdrüsen der Giftfische. Berichte d. Militär-Medizin. Akad. Petersburg. Bd. XVIII. (Russisch).

1907. J. PHILIPTSCHENKO, Anatom. Studien über Collembola. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV.

1902. RIBAGA, Osservazioni circa l'anatomie del Trichopsocus dahlii Mc. Lachl. Rivista di Patologia vegetale. Vol. IX.

1905. M. RIMSKY-KORSAKOW, Beitrag zur Kenntnis der Embiiden. Zool. Anz. Bd. XXIX.

1910. — Über das Spinnen der Embiiden. Zool. Anz. Bd. XXXVI.

1904. K. VERHOEFF, Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Embiiden. Nova Acta Acad. Leop. Halle. Bd. LXXXIII.

Erklärung der Abbildungen.

ag, Ausführungsgang;
am, Ampulle;
bk, Blutkörperchen;
ch, Chitin;
cu, Cuticula;
dh, Haare mit Ausführungsgängen;
dr, Drüsen;
dz, Drüsenzellen;
h, Haare;
hl, Hohlraum der Drüse;
hy, Hypodermis;
k, Kerne;
me, Membran;
pl, Blutplasma;
s, Sehne;
sp, Spinnstoff;
t, Trachee;
v, Vacuole.

Alle Figuren mit Ausnahme der Fig. 1 der Taf. XVII sind mit Benutzung vom Mikroskop Zeiss und vom Zeichenapparat Zeiss-Abbe gezeichnet.

Tafel XVII.

Fig. 1. *Embia ramburi* R.-Kors. im I. Stadium der postembryonalen Entwicklung. Boraxcarmin. Seibert, Obj. 0, Oc. 2.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Vordertarsus von *E. ramburi* (Spinndrüsen des I. Typus). Obj. B, Oc. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch den Vordertarsus von *E. ramburi* (Spinndrüsen des II. Typus). Obj. B, Oc. 4.

Fig. 4. Querschnitt durch den Vordertarsus von *Haploembia solieri* (Ramb.) (Spinndrüsen des III. Typus). Obj. B, Oc. 4.

Fig. 5. Querschnitt durch den Vordertarsus von *E. ramburi* (Spinndrüsen des IV. Typus). Obj. B, Oc. 4.

Fig. 6. Querschnitt durch den Vordertarsus von *E. ramburi* im I. Stadium. Obj. D, Oc. 4.

Fig. 7. Schnitt durch die Drüsenwandung von *H. solieri*. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 8. Schnitt durch eine Spinndrüse von *H. solieri*. Obj. D, Oc. 4.

Fig. 9. Schnitt durch eine Spinndrüse von *E. ramburi*. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Schnitt durch eine Spinndrüse von *E. ramburi*. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 2. Schnitt durch eine Spinndrüse von *H. solieri*. Obj. D, Oc. 2.

Fig. 3. Schnitt durch die Wandung einer Spinndrüse von *E. ramburi*. Obj. D, Oc. 4.

Fig. 4. Dasselbe. Obj. D, Oc. 2.

Fig. 5. Schnitt durch eine Spinndrüse von *H. solieri*. Obj. D, Oc. 2.

Fig. 6. Ein Haar mit Ausführungskanal von *E. ramburi* (Zerzupfungspräparat, Gentiana-Violett). Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 7. Eine Ampulle von *E. ramburi* (Zerzupfungspräparat, Gentiana-Violett). Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch den Vordertarsus von *H. solieri* (Ausführungskanäle und Hypodermis). Obj. F, Oc. 2.

Fig. 9. Teil eines Querschnittes durch den Vordertarsus von *E. ramburi* vor der Häutung (Zerstörung der Drüsen). Obj. D, Oc. 2.

Fig. 10. Querschnitt durch den Vordertarsus von *E. ramburi*. III. Stadium vor der Häutung. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch den Vordertarsus von *H. taurica* (Kusn.) vor der Häutung (Bildung der Drüsenzellen). Obj. F, Oc. 2.

Fig. 12. Dasselbe (kleine neugebildete Drüsen). Obj. D, Oc. 2.

Fig. 13. Zwei Drüsenzellen vor der Vereinigung von *H. taurica*. Obj. F, Oc. 2.

Fig. 14. Dasselbe (weiteres Stadium). Obj. F, Oc. 2.

Fig. 15. Drüsenzelle in der Hypodermis bei einem erwachsenen ♂ von *E. ramburi*. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 16. Schnitt durch den Vordertarsus eines Embryos von *E. ramburi* (Bildung der Spinndrüsen). Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 17. Dasselbe (weiteres Stadium). Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 18. Schnitt durch den Vordertarsus eines Embryos von *E. ramburi* mit ausgebildeten Spinndrüsen. Homog. Immers. 2 mm. Oc. 2.

Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees
mit besonderen Studien über das Zentrifugenplankton und seine Beziehungen zum Netzplankton der pelagischen Zone.

Von

Friedrich Volkmar Colditz

aus Meerane i. S.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Leipzig.)

Mit einer Karte und Abbildung des Sees und 32 Figuren im Text.

Inhalt.

Einführung.

In vorliegender Abhandlung, die durch meinen Lehrer, Prof. CHUN, angeregt wurde, soll die Planktonfauna des Mansfelder Sees einer näheren Darstellung unterzogen werden. Dieses Wasserbecken stellt das größte Gewässer Mitteldeutschlands dar und kann in wissenschaftlicher Hinsicht als eines der interessantesten Gebiete unserer engeren deutschen Heimat betrachtet werden. Auf den Rat Professor WOLTERECKS wurde auch das Zentrifugenplankton in den Beobachtungsgang einbezogen, um die Beziehungen zwischen Zentrifugenplankton und Zooplankton in einem mitteltiefen Flachlandsee klarzustellen.

Die quantitativen Untersuchungen, welche sich ohne Unterbrechung über $1^1/_2$ Jahre erstreckten, wurden im September 1911 begonnen und im Februar 1913 beendet.

Über die chemische Natur des Seewassers erhielt ich durch eine Reihe von Analysen Aufschluß, die Herr Dipl. Landwirt Dr. WITTMANN, Assistent an der Kaiserl.-Königl.Landwirtschaftl.-chem. Versuchsstation in Wien, die Freundlichkeit hatte, auf meine Veranlassung hin auszuführen. Ich möchte deshalb nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Dr. WITTMANN meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Den größten Dank schulde ich aber meinen verehrten Lehrern, den Herren Geh. Rat Prof. Dr. CHUN und Prof. Dr. WOLTERECK, für die liebenswürdige Unterstützung, die ich durch sie erfuhr und das vielseitige Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten. Den Herren Prof. Dr. THALLWITZ (Dresden), Prof. Dr. KOLKWITZ (Berlin), Prof. Dr. BREHM (Eger), sowie der United States Fish Commission (Washington) sei für das Überlassen von schwer zugänglicher Literatur und für briefliche Mitteilungen, Herrn Prof. Dr. BACHMANN (Luzern)

und Herrn Dr. LEMMERMANN (Bremen) für ihre Auskunft über einige Formen des Zentrifugenplanktons herzlichst gedankt.

Auch dem Besitzer des Mansfelder Sees, Herrn Rittergutsbesitzer WENDENBURG, der mir durch sein Entgegenkommen die Arbeit wesentlich erleichterte, möchte ich hier meinen besonderen Dank abstatten.

Der einleitende Teil der Abhandlung soll sich zunächst mit dem Mansfelder See selbst näher befassen, um mit den natürlichen Lebensbedingungen bekannt zu machen, welche das Plankton hier vorfindet.

I. Teil.

Physikalisch-chemische Verhältnisse des Mansfelder Sees.

A. Das Seebecken.

1. Lage und Gestaltung.

Mit einer Karte und Abbildung.

In dem südwestlichen Teile der Provinz Sachsen lagen bis vor etwa zwei Jahrzehnten zwei nicht unbedeutende Wasserbecken, welche die tiefste Senke des südöstlich an den Harz sich anschließenden Mansfelder Hügellandes erfüllten. Sie waren unter dem Namen »Mansfelder Seen« bekannt und bestanden aus dem größeren südlichen »Salzigen See« mit einem buchtartigen Anhängsel, dem »Binder See«, und dem kleineren nördlichen »Süßen See«. In jüngster Zeit hat sich nun in diesem Seengebiete eine gewaltige Katastrophe ereignet, die eine große Veränderung hier herbeigeführt hat. Seit Anfang 1892 hatte das Wasser des Salzigen Sees einen unterirdischen Abfluß nach den Schächten des Mansfelder Bergbaues gefunden. Die Folge davon war, daß die etwa 9 ha große Fläche dieses Sees trocken gelegt werden mußte, da alle Versuche, ihn der Gegend zu erhalten, aus technischen Gründen scheiterten[1].

Nur wenig berührt wurde von diesen Vorgängen der Süße See, dessen Bezeichnung Mansfelder See jetzt die gebräuchlichere und auch zutreffendere ist. Er liegt zwischen dem 51° 29—30′ nördl. Br. und 29° 18—22′ östl. L. v. F., in einer absoluten Meereshöhe von 92,9 m. Er erstreckt sich in einer Länge von 5 km. Die Breite beträgt vor dem Dorfe Aseleben, wo die Buntsandsteinfelsen des nördlichen Ufers in einem nach Süden geöffneten Bogen etwas zurücktreten, 0,8 km[2]. Hier an seiner breitesten Stelle besitzt er auch die größte

[1] Zeitschr. f. prakt. Geologie, 1894.

[2] Topographischer Atlas 1 : 25 000. Bl. 2530, 2531, 2603 und 2604. Kgl. preuß. Landesaufnahme 1903.

Tiefe von 7 m. Das Areal umfaßt nach planimetrischer Vermessung 2,619 qkm[1].

Der See repräsentiert mithin ein langgestrecktes, außerordentlich flaches Wasserbecken, das eine schmale von W. N. W. nach O. S. O. gerichtete Talsenke ausfüllt und eine einförmige Ufergestaltung zeigt. Buchten sind kaum angedeutet, infolgedessen stellt das Becken ein vollkommen biologisch-einheitliches Medium dar.

2. Geologische Beschaffenheit und Entstehung.

Über die genauen Tiefenverhältnisse des Wasserbeckens sind wir seit den eingehenden Lotungen Ules (1887)[2] unterrichtet. Die Trockenlegung des Salzigen Sees ist später nicht ohne Einfluß auf den Wasserstand jenes Sees geblieben. Eine auffallende Vertrocknung weiter Strecken des Phragmitetums spricht schon äußerlich dafür. Infolge der allgemeinen Erniedrigung des Grundwasserspiegels in der Seeumgebung hat die Zusickerung von Wasser auf unterirdischem Wege aufgehört, und sind die oberflächlichen Zuflüsse auf ein Minimum zusammengeschrumpft. In Anbetracht dieser Tatsachen war es geboten, eine Nachlotung des Sees auszuführen.

Die Resultate der Tiefenmessungen, welche von der Eisdecke (Februar 1912) aus vorgenommen wurden, sind in der beigegebenen Karte nebst Profilen niedergelegt. Mit Ules Angaben verglichen hat der See seit den letzten 25 Jahren fast 80 cm an Tiefe verloren. Die Isobathen zeigen einen ziemlich glatten Verlauf. Man hat es mit einer außerordentlich einfach gestalteten Seewanne zu tun, die sowohl in der Richtung von West nach Ost als auch in der Richtung von Süd nach Nord allmählich an Tiefe zunimmt. Der vor Seeburg gelegene südöstliche Teil des Sees ist sehr flach, dasselbe gilt in noch größerem Maße von der östlichen Bucht neben dem Schlosse und dem nordwestlichen und westlichen Teile.

Der Seeboden fügt sich dem allgemeinen Charakter der Landschaft an. Er besteht aus einem tonig-mergeligen Sediment von mehreren Metern Stärke. Vor der Mündung der Bösen Sieben finden sich naturgemäß alluviale Schwemmassen vor, die hier eine allmähliche Verflachung herbeiführen. Felsiger Untergrund ist nur in der Nähe

[1] Gelbke, Die Volksdichte des Mansfelder See- und Saalkreises. Inaug.-Dissert. Halle 1887. Die hier angegebene Zahl für die Seeoberfläche, (welche nach Vermessung auf dem Topogr. Atlas 1903 mit 2,79 qkm zu veranschlagen ist), muß nach den erwähnten Vorgängen in jüngster Zeit auf etwa 2,5 qkm reduziert werden.

[2] Ule, W., Die Mansfelder Seen. Mitteilg. d. Vereins f. Erdkunde. Halle 1888.



Blick auf den Mansfelder See von Seeburg aus. (COLDITZ, phot.)

der nordöstlichen Ufer vorhanden, während der südöstliche Teil des Wasserbeckens vor Seeburg und die Aselebener Bucht kiesig-sandigen Boden aufweisen.

Das Seebecken liegt in dem großen Talkessel, der im Süden von einem dem Hornburger Sattel paralell vorgelagerten Buntsandsteinrücken mit dem Wachhügel und im Norden von den Erhebungen der Mansfelder Hochfläche flankiert wird. Diese Höhen gehören ebenfalls dem unteren Buntsandstein an, der sich als der Südrand der Mansfelder Triasmulde ununterbrochen in der Richtung von N. N. W. nach S. S. O. erstreckt. Der See ist also in der Hauptsache in den unteren Buntsandstein eingebettet, dessen Unterlage von den Schichten der Zechsteinformation gebildet wird.

Mit der Frage nach der Entstehung des Sees hat sich bereits ULE eingehend beschäftigt. Er ist zu dem Resultat gelangt, daß hier ein altes Flußtal vorliegt, welches seine Entstehung der auslaugenden Wirkung des Wassers auf die den Buntsandstein unterlagernden Zechsteinschichten und der damit verbundenen teils plötzlichen, teils allmählichen Senkung des Bodens verdankt. Dann aber ist an der Bildung dieses Beckens auch eine jüngstzeitlich hebende und somit das Wasser aufstauende Bodenbewegung beteiligt gewesen.

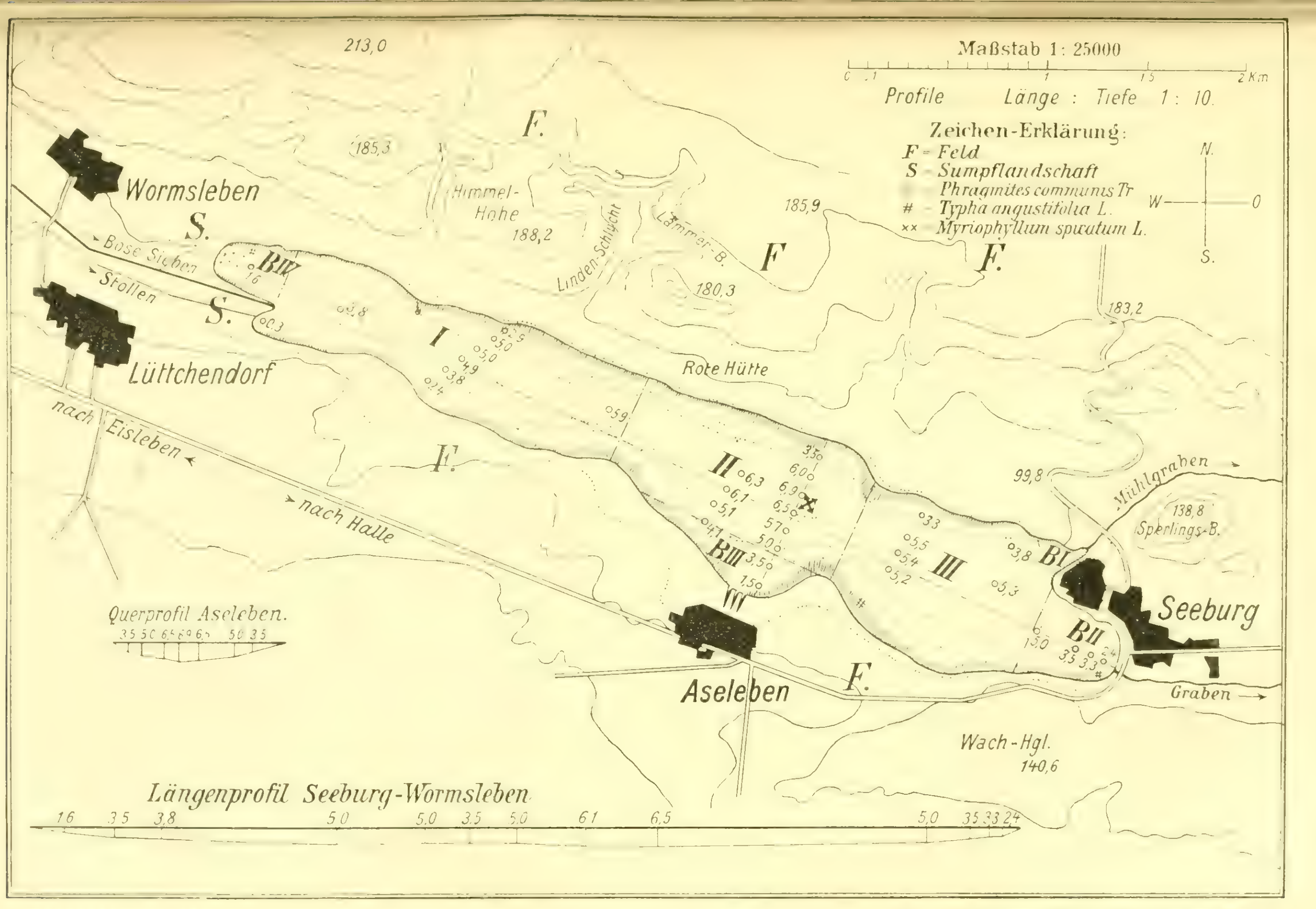
CREDNER[1]) und KAYSER[2]) haben nur die erstere Entstehungsmöglichkeit ausgesprochen, für die zahlreiche Beweise in den geologischen Verhältnissen der Umgebung vorhanden sind. Die unterirdisch zirkulierenden Wasser haben allmählich die löslichen Teile der Zechsteinbildungen fortgetragen und auf diese Weise ein weit ausgedehntes zusammenhängendes System von Spalten und Höhlungen ausgewaschen, welche noch jetzt auf weite Strecken den Untergrund der Mansfelder Gegend durchziehen und das Sinken des darüber lagernden lockeren Buntsandsteins in diese durch das Wasser geschaffenen Hohlräume veranlaßten.

Durch die Untersuchungen von Professor v. FRITZSCH[3]) wurde festgestellt, daß den alten Hauptströmen im Bereiche des Eislebener Seebeckens der Weg verlegt wurde, »weil neue Zerstörungen der vorhandenen Gesteine, ferner mutmaßlich eine oder mehrere Bodenbewegungen und hierdurch Abschnürungen folgten, welche die Aufstauung größerer

[1] CREDNER, H., Elemente der Geologie. 1897.

[2] KAYSER, E., Lehrbuch der Geologie. 1905.

[3] v. FRITZSCH, Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preußen. Blatt Teutschenthal. Liefg. 19.



Kartenskizze des Mansfelder Sees (Provinz Sachsen). Nach den topographischen Blättern entw. von FR. V. COLDITZ. (Durch die photogr. Verkleinerung des Kartenbildes ist der genaue Maßstab auf 1 : 35700 abgeändert worden.)

Wassermassen in diesem Gebiete zur Folge hatten«. Man glaubte deshalb vielfach schließen zu müssen, daß der See allein durch eine Aufstauung des Wassers in einem alten Erosionstale entstanden sei und ursprünglich ein Flußsee gewesen ist, bis durch neue Gesteinszerstörungen die Verlegung der alten Hauptflüsse erfolgte.

Nach Ule kann diese Bodenbewegung nicht die alleinige Ursache der Seenbildung sein, weil sie keineswegs die vielen Einsenkungen und Einstürze in der Umgebung des Sees, sowie die zahlreichen Schichtenstörungen im Buntsandstein erklärt. Wir werden daher zu der Schlußfolgerung veranlaßt, daß hier ein Zusammentreffen beider Bildungsmöglichkeiten vorliegt.

B. Das Seewasser.

1. Hydrometrische Verhältnisse.

Der Mansfelder See liegt in dem Flußgebiet der Saale. Er erhält sein Wasser durch mehrere Bäche, von denen nur die vom Unterharz kommende Böse Sieben einer Erwähnung wert ist. Sie führt nur geringe Wassermengen, kann aber nach heftigen Gewitterregen oder Schneeschmelze eine verderbliche Wirkung entfalten. Durch diesen Bach werden dem See die Abwässer der Stadt Eisleben zugeleitet, die infolge der darin enthaltenen, zahlreichen gelösten, organischen fäulnisfähigen Stoffe auf weite Strecken eine starke Verunreinigung des westlichen und nordwestlichen Teiles herbeiführen. Ein weiterer Zufluß ist der Stollen, der in der Nähe des Sees seinen Ursprung nimmt und den Schlangengrund- und Topfsteinbach aufnimmt. Er führt ebenfalls nur selten Wasser und mündet in unmittelbarer Nähe der Bösen Sieben in den See. Weitere Quellbäche und zahlreiche unterseeische Sickerwasser sind dem See durch die Trockenlegung des Nachbargewässers entzogen worden.

Der Abfluß hat völlig aufgehört. Der Mühlbach, der den See nach der Weida entwässert, und der Graben liegen schon seit Jahren trocken. Sie bildeten früher die direkte Verbindung mit dem Salzigen See, von dem als geringe Überreste nur der Binder- und Kerrner-See sowie eine Anzahl Wassertümpel erhalten sind.

Der Pegelstand des Sees war während meiner Untersuchungen im Sommer 1911 bis Winter 1912/13 nur geringen Schwankungen unterworfen. Sommerminimum und Wintermaximum wichen um je 8, bzw. 5 cm vom Mittelstand ab. Der geringe Zufluß war für die Höhe des Wasserspiegels ohne Bedeutung, vielmehr regelte sich letzterer lediglich

durch atmosphärische Einflüsse, die stärkere Pegelveränderungen hier so gut wie ausschließen. Das ganze Seegebiet liegt in dem Regenschatten des Harzes und gehört zu den ausgeprägtesten Trockengebieten Norddeutschlands. Die jährliche Niederschlagshöhe beträgt etwa 50 cm[1]). (Eisleben jährliche Niederschlagshöhe 49 cm.)

2. Thermisches Verhalten.

Die physikalischen Verhältnisse eines mitteltiefen Flachlandsees sind im Zusammenhang mit Beobachtungen über die Periodizität und Verteilung der planktonischen Organismen bisher noch nicht studiert worden. Es sollen in diesem Kapitel nur die Ergebnisse der physikalischen Untersuchungen angeführt werden. Die Beziehungen zu dem Plankton werden erst in dem speziellen Teile der Arbeit erörtert.

Der Einfluß, welcher der Temperatur auf das Planktonleben zuerkannt worden ist, hat durch neuere Arbeiten in verschiedener Hinsicht eine Einschränkung erfahren.

Die Temperaturmessungen wurden von mir mit Hilfe eines geprüften[2] Laboratoriumthermometers und der Mayerschen Schöpfflasche vorgenommen. Diese Methode liefert für Seen von geringer Tiefe bei längerer Expositionsdauer vollkommen zuverlässige Resultate. Einen genauen Überblick über die Temperaturschwankungen in den verschiedenen Tiefen der Beobachtungsperiode 1912 gibt Tab. I.

Der große Unterschied, welcher zwischen den verschieden tiefen Gewässern in physikalischer Hinsicht besteht, liegt darin, daß sich die thermischen Änderungen in den flachen Seen bedeutend schneller vollziehen als in tiefen Wasserbecken. Die beträchtlichen Temperaturschwankungen, denen die oberflächlichen Schichten konstant ausgesetzt sind, teilen sich sofort der gesamten Wassermasse mit und verhindern eine Schichtung innerhalb derselben. Demzufolge war der Mansfelder See während des größten Teiles des Jahres annähernd gleichmäßig temperiert. Deutlicher noch als aus Tab. I ist dies aus den in Fig. 1 gezeichneten thermischen Isobathen von Oberfläche und Grund ersichtlich.

Es wurden 1912 folgende Temperaturperioden beobachtet:

I. Winterstagnation, inverse Schichtung. Abkühlung der Temperatur auf das Jahresminimum (Januar bis erste Hälfte des Februar).

II. Frühjahrscirculation. Erwärmung des Wassers auf das Jahresmaximum (Februar bis Ende Mai).

[1] Zeitschr. f. prakt. Geologie. 1894.

[2] Großherzogl. Sächs. Prüfungsanstalt für Glasinstrumente in Ilmenau unter mitwirk. Kontrolle der phys.-techn. Reichsanstalt zu Charlottenburg.

Tabelle I.

Temperaturen des Mansfelder Sees, Januar — Dezember 1912. Temperatur in Celsius-Graden.

	10. I.	21. I.	31. I.	9. II.	19. II.	29. II.	11. III.	21. III.	1. IV.	13. IV.	20. IV.	30. IV.	11. V.	21. V.	31. V.	11. VI.
0 m	2,3	2,25	2,5	2,5	2,3	5,5	6,5	7,0	7,8	6,8	8,3	11,2	16,2	16,9	16,0	19,2
½ m	2,3	2,25	2,5	2,6	2,5	5,7	6,5	7,0	7,75	6,8	8,2	11,2	14,8	16,6	15,9	19,2
1 m	2,3	2,25	2,5	2,75	3,0	5,5	6,5	7,0	7,75	6,8	8,2	11,1	14,4	16,4	15,9	19,2
3 m	2,5	2,5	2,75	3,0	3,0	5,5	6,5	6,75	7,75	6,8	8,1	10,8	14,2	15,7	15,1	18,4
5 m	2,5	2,5	3,0	3,5	3,5	5,3	6,5	6,7	7,7	6,8	8,0	10,8	14,1	15,4	15,0	17,9
7 m	3,0	3,0	3,5	3,75	3,75	5,3	6,5	6,7	7,5	6,8	8,0	10,8	14,0	15,1	15,0	17,8
Lufttemp.	— 15,2	+ 2,5	1,3	7,5	11,5	17,5	8,75	6,2	9,8	8,3	10,4	11,1	18,7	20,7	19,8	21,0

	21. VI.	1. VII.	11. VII.	22. VII.	31. VII.	11. VIII.	31. VIII.	9. IX.	19. IX.	30. IX.	10. X.	20. X.	30. X.	15. XI	30. XI.	16. XII.
0 m	18,0	20,1	24,8	21,6	21,9	19,0	16,9	13,75	12,8	11,3	9,3	8,4	8,2	4,7	2,25	2,0
½ m	18,0	20,1	24,2	21,6	21,9	19,0	16,9	13,75	12,8	11,3	9,25	8,4	8,15	4,65	2,25	2,0
1 m	17,9	20,3	24,1	21,6	21,9	18,9	16,8	13,8	12,7	11,3	9,25	8,4	8,15	4,65	2,25	2,2
3 m	17,1	18,8	20,6	20,4	21,2	18,9	16,6	13,7	12,6	11,3	9,2	8,4	8,15	4,65	2,25	2,2
5 m	17,1	18,7	19,7	20,3	21,1	18,8	15,3	13,4	12,6	11,25	9,1	8,4	8,1	4,60	2,25	2,5
7 m	17,0	18,6	19,3	20,3	21,0	18,6	15,2	13,3	12,5	11,25	9,05	8,4	8,05	4,55	2,25	3,0
Lufttemp.	18,8	18,0	26,5	23,8	22,4	17,8	15,3	9,7	16,0	13,4	10,7	8,9	13,6	7,2	1,8	—2,0

III. Sommerstagnation, direkte Schichtung (Ende Mai bis Ende Juli).

IV. Herbstcirculation. Abkühlung der Temperatur vom Jahresmaximum bis zur Bodentemperatur von 4° C (August bis November).

Diese thermischen Perioden, deren Ausbildung und Dauer von den allgemeinen klimatischen Verhältnissen abhängig ist, sind von großem Einfluß auf die biologische Schichtung des Zentrifugenplanktons. Sie erklären uns die Schichtung des-

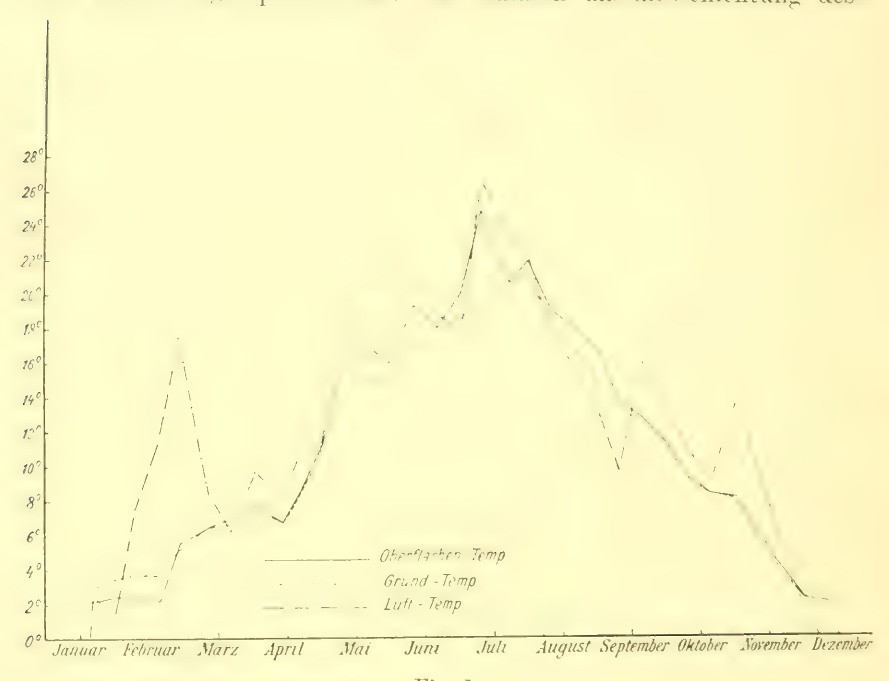


Fig. 1.

Graphische Darstellung der Luft- und Wassertemperaturen vom Mansfelder See 1912.

selben im Sommer und Winter und die gleichmäßige Verteilung in den übrigen Jahreszeiten. Letztere wird durch die Konvektionsströmungen bedingt, welche durch die herbstliche Abkühlung und durch die großen Temperaturschwankungen in den Frühjahrsmonaten hervorgerufen werden. Die aktiv schwimmenden wie passiv schwebenden Organismen werden davon in gleicher Weise beeinflußt.

Ein weiterer Grund für die geringe Ausprägung der thermischen Perioden in diesem Gewässer im Vergleich mit gewissen Alpenseen von gleicher Tiefe (Katzensee) ist dadurch gegeben, daß eine Abkühlung

der unteren Wasserschichten durch zutretendes Grundwasser fehlt. Ohne diese unterseeische Speisung vermag sich der See natürlich sehr schnell durch die vertikalen Konvektionsströmungen bis in die Bodenschichten zu erwärmen. Nur im Hochsommer ist eine deutliche Sprungschicht ausgebildet, welche als direkte Ursache die tägliche Besonnung hat. Das Temperaturintervall von Grund und Oberfläche betrug zur Zeit der höchsten sommerlichen Erwärmung 5,5° C, und zwar zeigte sich dieser Temperaturabfall am ausgeprägtesten in der Schicht von 1—3 m Tiefe. Dieser Unterschied war wenige Tage in diesem Maße ausgebildet, während der übrigen Zeit betrug er 2—3° oder auch nur wenige Zehntelgrade. Durch heftige Wellenbewegungen und größere Niederschläge kann plötzlich eine thermische Ausgleichung der Wasserschichten eintreten.

Die Wärmedifferenz zwischen dem Oberflächenwasser am freien See und in den Buchten schwankte zwischen 0,1° und 1,5°. Im Winter war im allgemeinen das Uferwasser kälter als dasjenige der pelagischen Zone, das Umgekehrte war im Sommer der Fall. Die Winde bewirkten einen ständigen Ausgleich der Temperatur.

Der Mansfelder See ist nach seinem thermischen Verhalten Forels Gruppe der temperierten Seen zuzuteilen.

3. Optisches Verhalten.

Transparenz.

Um festzustellen, bis in welche Tiefe des Sees ein direkter Einfluß des Lichtes auf die Verteilung der Planktonorganismen in Betracht zu ziehen ist, wurden regelmäßige Transparenzmessungen ausgeführt.

Die Transparenz wurde nach der Methode von Forel unter Beachtung der bekannten Vorsichtsmaßregeln mit der Secchischen Scheibe bestimmt. Ich benutzte eine weiße Emaillescheibe von 30 cm Durchmesser. Die gefundenen Durchsichtigkeitswerte für das Seewasser bewegten sich zwischen 1,60 m (maximale Transp. im Oktober) und 0,30 m (minimale Transp. im April).

Daß Licht überhaupt nur bis zu der mit der Scheibe festgestellten Sichtbarkeitsgrenze eindringt, ist vollkommen ausgeschlossen. Nach meinen Befunden muß man jedoch annehmen, daß unterhalb dieser Zone, die für die Chlorophyllfunktion des Zentrifugenplanktons und für reizphysiologische Tropismen des Netzplanktons in Betracht kommende Intensität der Lichtstrahlen in ihrer Wirkung stark geschwächt ist. Diesen Satz möchte ich nur für Seen mit geringer Transparenz eingeschränkt wissen.

Die Transparenz ist von der Intensität des Lichtes und von der

Menge des im Wasser suspendierten Materials abhängig. Ein Wechsel der Beleuchtungsstärke verursachte nur geringe Differenzen. Forel, dem wir über diese optischen Verhältnisse die eingehendsten Unter-

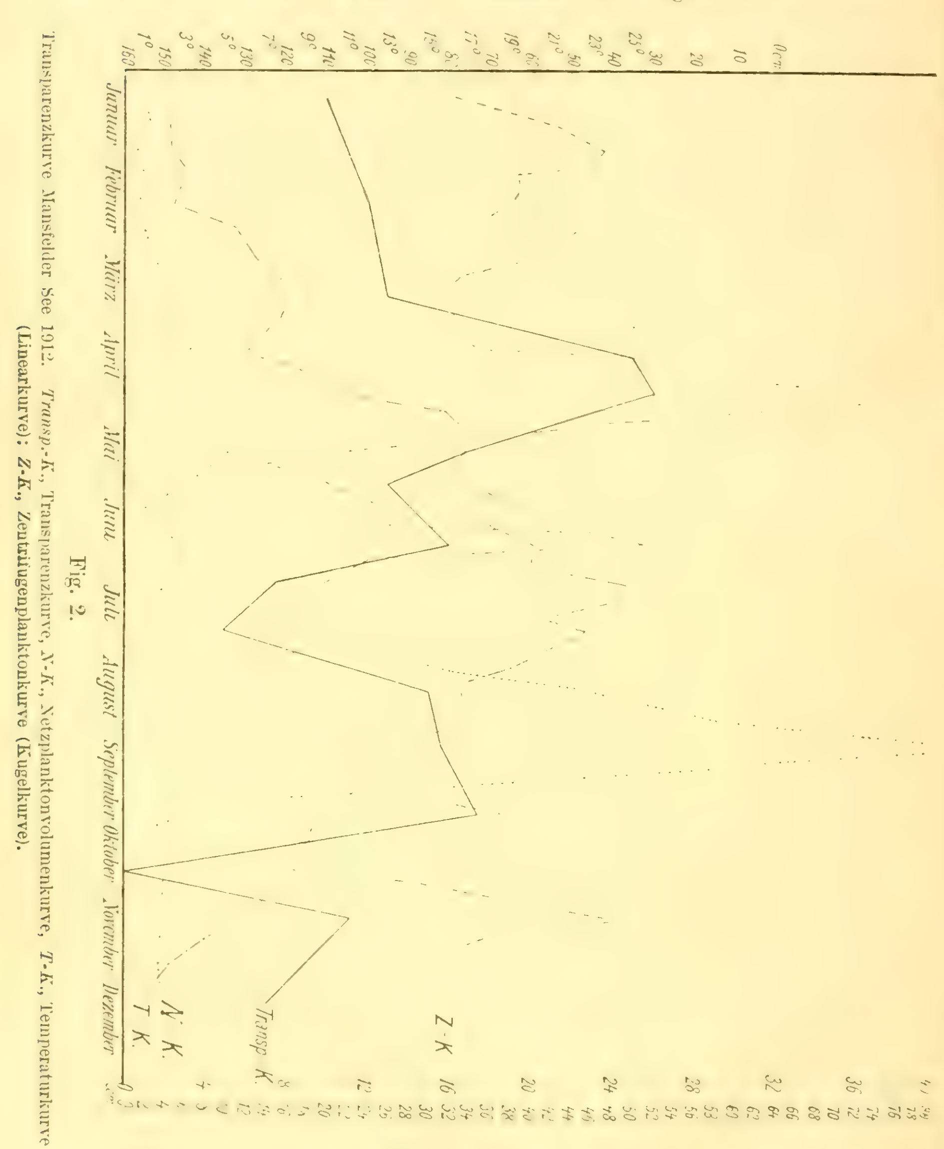


Fig. 2.

Transparenzkurve Mansfelder See 1912. *Transp.-K.*, Transparenzkurve, *N-K.*, Netzplanktonvolumenkurve, *T-K.*, Temperaturkurve (Linearkurve); *Z-K.*, Zentrifugenplanktonkurve (Kugelkurve).

suchungen verdanken, kam zu dem Resultate, daß im allgemeinen die Transparenz im Sommer geringer ist als im Winter. Er begründet dies mit der größeren Stratifikation des Wassers in den Sommermonaten,

welche bewirkt, daß die verschiedenen suspendierten Partikel im Wasser gleichmäßiger verteilt sind, da sie sich jeweils in den Schichten aufhalten, die ihrem spezifischen Gewichte am nächsten kommen. Im Winter ist die Stratifikation undeutlich, weil das Suspendierte mehr zu Boden sinkt. Diese im Genfer See gewonnenen Ergebnisse stimmen mit den Angaben überein, die über eine Anzahl subalpiner Seen ähnlichen Charakters gemacht worden sind. Sie gelten ebenso für die tiefen norddeutschen Seen, von denen hierüber Untersuchungen vorliegen. Man hat infolgedessen eine direkte Abhängigkeit der Transparenz von der Temperatur konstatiert. Die Beobachtungen von GUYER haben bereits für den Greifensee das Gegenteil bestätigt, und auch ich bin im Mansfelder See zu dem Resultate gekommen, daß hier eine Abhängigkeit der Transparenz von der Temperatur nicht in jenem Sinne besteht, sondern nur indirekt, insofern als die durch die Temperatur im Frühjahr und Herbst erfolgten Circulationsströmungen des Wassers die Entwicklung gewisser Zentrifugenplanktonten fördern und hierdurch auf die Transparenz einwirken. Die niedrigsten Transparenzwerte wurden nicht zur Zeit intensivster Durchwärmung, bzw. ausgeprägtester Temperaturschichtung des Wassers oder größten Netzplanktonvolumens gemessen, sondern am 30. April vor dem Erscheinen der *Microcystis*-Wasserblüte und am 5. Oktober nach ihrem Verschwinden. Die größte Transparenz wurde nicht in den Wintermonaten, sondern am 25. Oktober und am 27. Juli beobachtet. Also müssen noch andre Faktoren auf die Transparenz einwirken. Bisher hat man bei diesen Untersuchungen das Zentrifugenplankton nicht berücksichtigt. Meine Befunde sollen zeigen, welche wichtige quantitative Rolle dasselbe im Mansfelder See spielt.

Zur Zeit des Transparenzminimums am 30. April waren nach meinem Zählverfahren[1] in 60 ccm Seewasser über 11 Millionen Individuen = $^2/_{25}$ ccm Zentrifugensediment enthalten: 3800 Schwärmsporen, 1300 *Cryptomonas erosa* und 3300 sonstige Grünalgen, 10 854 000 Entwicklungsstadien von *Microcystis aeruginosa* und *Microcystis aeruginosa var. minor nov. var.*, 3800 *Cyclotella Meneghiniana*, 2400 chromophyllfreie Formen, 19 800 *Scenedesmus quadricauda*, 100 *Rhaphidium polymorphum* und 1500 *Pediastrum boryanum*; am 26. Juni in 60 ccm Seewasser 3 245 000 Individuen = etwa $^1/_{30}$ ccm Zentrifugensediment: 103 000 Schwärmsporen, 10 700 *Cryptomonas erosa*, 16 800 sonstige Grünalgen, 2000 *Scenedesmus quadricauda*, 61 000 chromophyllfreie Formen, 3 280 000 *Pleurococcus punctiformis* nov. spec., 6500 *Cyclotella Meneghiniana*. 800 *Rhaphidium polymorphum*, 270 *Pediastrum* und

[1] Siehe: Methode der Untersuchung. II, A. 1.

675 *Staurastrum gracile*; am 13. November in 60 ccm Seewasser 2 800 000 Zentrifugenplanktonten — etwa $^1/_{40}$ ccm Zentrifugensediment: 50 000 Schwärmsporen, 4200 *Cryptomonas erosa*, 5000 sonstige Grünalgen, 16 200 chromophyllfreie Formen, 2 746 000 *Cyclotella hyalina* nov. spec., 4500 *Scenedesmus quadricauda*.

Es waren an diesen Tagen in 20 l Seewasser verteilt:

	Zentrifugenplankton	Netzplankton
30. April	etwa 26,7 ccm	3,5 ccm
26. Juni	» 11,1 »	2,2 »
13. November	» 8,3 »	1,9 »

In Fig. 2 ist eine graphische Darstellung des Verlaufes der Transparenzkurve 1912 gegeben. Zum Vergleich sind die Oberflächentemperaturen, das Setzvolumen aus 120 l mittelst Netz (Müller-Gaze Nr. 25) filtrierten Seewassers und die Zentrifugenplanktonkurve beigefügt. Diese Kurvenzusammenstellung zeigt deutlich die direkte Abhängigkeit der Transparenz von der Quantität des Zentrifugenplanktons. Nur im August und September äußerte sich die Einwirkung der *Microcystis*-Wasserblüte, welche als Netzplanktonvolumen bestimmt wurde; z. B.

9. September 9,8 ccm (Zentr.-Plankt.) dagegen 43,2 ccm (Netz-Plankt.).

Ihr Einfluß ist bei weitem geringer als nach der Quantität dieser Algen erwartet werden müßte, was sich daraus erklärt, daß das Zentrifugenplankton dem Netzplanktongemisch gegenüber eine viel feinere »Suspension« darstellt, die infolge des günstigeren Verhältnisses von Volumen (Masse) zu Oberfläche möglich ist. Durch die damit bedingte stärkere Diffusion und Absorption des Lichtes an der Oberfläche des suspendierten Planktons wird dem Eindringen des Lichtes in tiefere Lagen ein bedeutenderer Widerstand entgegengesetzt.

Es ist vielleicht ratsam, diese Befunde nicht allzu sehr zu verallgemeinern, da das Zentrifugenplankton in diesem See eine außergewöhnlich dominierende Rolle spielt. In flachen Wasserbecken, wo störender Gesteinsdetritus nicht in Frage kommt, wird das Zentrifugenplankton bei dem Studium der Transparenzverhältnisse künftighin mit in Betracht gezogen werden müssen. In tiefen Gewässern dagegen wird wahrscheinlich infolge der geringen Dichte dieser planktonischen Organismen kaum ein Einfluß derselben festzustellen sein. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß durch sie die Ursachen verschiedener Anomalien in der Transparenz dieser Gewässer erklärt werden. Es liegen hierüber noch keine Beobachtungen vor.

Farbe.

Das Zentrifugenplankton bedingt im Mansfelder See auch gewisse jahreszeitliche Färbungsunterschiede des Seewassers und liefert hierdurch einen neuen Beitrag zu diesem Farbeproblem. Zur Beurteilung der Farbe eines Gewässers sind von verschiedenen Forschern bestimmte Farbenskalen hergestellt worden. Ein solches Xanthometer stand mir leider nicht zur Verfügung, deshalb konnte keine strenge Beobachtungsreihe aufgestellt werden, sondern es mußte eine zeitweilige Bemerkung in den Protokollen genügen.

Das Wasser wies im allgemeinen eine schmutziggrüne, etwas in bräunlich übergehende Grundfärbung auf. Es waren konstant geringe suspendierte Schlammpartikelchen nachweisbar. In den Wintermonaten konnte ich eine Beimengung von gelblichen Tönen konstatieren, die durch das Maximum von *Cyclotella hyalina* hervorgerufen wurden. Sie wurden Ende Mai durch das massenhafte Auftreten der *Microcystis*-Jugendstadien und der Grünalge *Pleurococcus punctiformis* in ein helleres Grün verwandelt. Im Juli und August nahm das Wasser Töne an, die die Nüancierung der Wasserblüte zeigten und im Oktober wieder in die olivgrünliche Cyclotellenfärbung übergingen. Längere Regenperioden und starke Wellenbewegungen durch heftige Stürme brachten im Frühjahr und Herbst eine Verschleierung des Farbtons mit sich.

Meinen Resultaten nach ist der bisherige Einfluß des Zentrifugenplanktons auf die Färbung des Seewassers unterschätzt worden, wohl gemerkt. bei hoher Individuendichte dieser Organismen. Die Reflexfarbe der Farbstoffkörper dieser winzigen Algen mischt sich mit der Eigenfarbe des Seewassers. wodurch ganz bestimmte Mischfarben entstehen werden. Massenentwicklungen von Organismengruppen mit einem bestimmten Farbstoff müssen deshalb bei einem Gewässer zweifelsohne auch in dem Farbenschema seines Wassers zum Ausdruck kommen. D a ß e i n Z u s a m m e n h a n g z w i s c h e n F a r b s t o f f g e h a l t d e s Z e n t r i f u g e n p l a n k t o n s u n d T ö n u n g d e s S e e w a s s e r s besteht, wird durch eine Angabe Paschers vom Stadtteiche zu Franzensbad bestätigt. Eine Blaualge von 3—4 μ Durchmesser rief hier einen leicht bläulichen Farbton der oberflächlichen Wasserschicht hervor.

Diese Beobachtungen beleuchten das Problem in Wasserbecken geringer Tiefe, wo die Bedingungen für eine reiche Entwicklung der Zentrifugenplanktonflora gegeben sind, von andrer Seite als die Anschauungen von Forel, Wittstein und Spring, welche die Grün- und Braunfärbung des Wassers ausschließlich auf eine darin gelöste Materie

— Huminstoffe und Eisenoxyd-Verbindungen — oder auf im Wasser suspendierte Fremdkörperchen, bzw. einen im Entstehen begriffenen Niederschlag zurückführen.

4. Chemisches Verhalten.

Das untersuchte Gewässer zeichnet sich den andern Binnenseen gegenüber durch einen hohen Salzgehalt aus. Seen von derartig chemischer Beschaffenheit gehören nach Wittmann in Mitteleuropa zu den Seltenheiten. Nur der Balatonsee in Ungarn[1] und der Lac Ritom[2] in der Schweiz führen salziges Wasser. Im Süßwasser betrug die Summe der gelösten Salze in typischen Fällen nie mehr als 0,03 %.

Der Salzgehalt des Mansfelder Sees wurde zum ersten Male von Ule (1887) einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Nach chro-

Tabelle II.

Probe I: Oberflächenwasser geschöpft in der Mitte des Sees vor Aseleben.

	Liter-milligramme	Millimol	Milligramm-aequivalente	Aequivalent-%	
Kationen					
Kaliumion, K'	36,9	0,9436	0,9436	4,68	41,85
Natriumion, Na'	172,2	7,4863	7,4863	37,17	
Calciumion, Ca''	108,7	2,7132	5,4264	26,94	55,82
Magnesiumion, Mg''	70,8	2,9095	5,8189	28,88	
Aluminiumion, Al'''	4,2	0,1566	0,4698	2,33	
			20,1450	100,00	
Anionen					
Chlorion, Cl'	274,5	7,741	7,741	38,43	
Sulfation, SO_4''	331,3	3,4484	6,8968	34,24	
Hydrokarbonation, HCO_3'	336,0	5,5072	5,5072	27,33	
			20,1450	100,00	
Jonensumme	1334,6	30,9058			
Kieselsäure, H_2SiO_3	7,8	0,0995			
Summe des Gelösten	1342,4	31,0053			
Abdampfrückstand, gefunden	1034,0				
» berechnet	1169,8				
Leitfähigkeit $K_{18} = 14{,}450 \times 10^{-4}$					

[1] Ilosvay, L., Die chemische Untersuchung des Balatonseewassers. Resultate d. wissenschaftl. Erforschung d. Balatonsees. I. Bd. 6. Teil.

[2] Bourcart, E., Les lacs alpins suisses, étude chimique et physique. Génève 1906.

Tabelle III.

Probe II: Tiefenwasser geschöpft an derselben Stelle wie Probe I vom Grunde des Sees.

	Liter-milligramme	Millimol	Milligramm-aequivalente	Aequivalent-%	
Kationen					
Kaliumion, K′	40,1	1,0257	1,0257	5,9	40,1
Natriumion, Na′	136,2	5,9214	5,9214	34,2	
Calciumion, Ca″	112,2	2,8001	5,6002	32,3	59,2
Magnesiumion, Mg″	56,8	2,3347	4,6694	26,9	
Aluminiumion, Al‴	1,1	0,0392	0,1175	0,7	
			17,3342	100,0	
Anionen					
Chlorion, Cl′	275,5	7,7715	7,7715	44,8	
Sulfation, SO_4''	335,4	3,4913	6,9826	40,3	
Hydrokarbonation, HCO_3'	157,4	2,5801	2,5801	14,9	
			17,3342	100,0	
Jonensumme	1114,7	25,9640			
Kieselsäure, H_2SiO_3	13,0	0,1658			
Summe des Gelösten	1127,7	26,1298			
Abdampfrückstand gefunden	1024,0				
» berechnet	1044,7				
Leitfähigkeit $K_{18} = 14{,}463 \times 10^{-4}$					

nistischen Angaben konnte festgestellt werden, daß das Seewasser in früherer historischer Zeit wesentliche chemische Veränderungen durchgemacht hat. Ganz besondere Beachtung verdienen die Berichte über das periodische Fischsterben in dem See. Schon Jockusch[1] führt 1715 als Ursache die Grubenwässer an, welche durch den Stollen zugeleitet wurden. Der Vorgang wiederholte sich zum letzten Male 1876. In diesem Jahre war dem See ein so hoher Prozentsatz von Salz zugeführt worden, »daß die Bäume und Sträucher an den Ufern eingingen und die Fische starben«. Seit dieser Zeit werden die Grubenwässer direkt nach der Saale abgelassen. Sie wiesen nach amtlichen Analysen einen schwankenden Salzgehalt von 0,166% bis 24% auf. Der Salzgehalt des Sees ist seitdem ständig zurückgegangen. Ules Untersuchungen ergaben nur 0,308% Abdampfungsrückstand.

[1] Jockusch, J., Versuch zur Naturhistorie der Grafschaft Mansfeld. Eisleben 1730. (Grundigs »Neue Versuche nützlicher Sammlungen zu der Natur- und Kunstgeschichte, sonderlich von Obersachsen. Bd. I.)

Tabelle IV.

Probe III: Oberflächenwasser geschöpft in der Nähe des Einflusses der Bösen Sieben, etwa 50 m vom Ufer entfernt.

	Litermilligramme	Millimol	Milligrammaequivalente	Aequivalent-%	
Kationen					
Kaliumion, K'	36,1	0,9231	0,9231	4,7	40,5
Natriumion, Na'	162,4	7,0629	7,0629	35,8	
Calciumion, Ca''	104,6	2,6104	5,2208	26,5	54,9
Magnesiumion, Mg''	68,1	2,8017	5,6034	28,4	
Aluminiumion, Al'''	8,9	0,3132	0,9396	4.6	
			19,7498	100.0	
Anionen					
Chlorion, Cl'	281,0	7,9247	7,9247	40,1	
Sulfation, SO_4''	329,2	3,4270	6,8540	34,7	
Hydrokarbonation, HCO_3'	303,3	4,9711	4,9711	25,2	
			19,7498	100,0	
Jonensumme	1293,6	30,0341			
Kieselsäure, H_2SiO_3	5,2	0,0663			
Summe des Gelösten	1298,8	30,1004			
Abdampfrückstand gefunden	1024,0				
» berechnet	1134,0				
Leitfähigkeit $K_{18} = 14,129 \times 10^{-4}$					

Die vorliegende biologische Betrachtung hat zur Beurteilung der Lebewelt des Gewässers eine erneute Untersuchung in hydrochemischer Hinsicht nötig gemacht. Herr Dr. WITTMANN an der Abteilung für Fischereiwesen der k. k. Landwirtschaftlich-chemischen Versuchsstation in Wien nahm die erforderlichen Analysen der Wasserproben vor.

Sie wurden am 1. Oktober 1911 mittels Schöpfflasche entnommen. Die chemische Untersuchung wurde, da sie lediglich der biologischen Erforschung des Sees dienen sollte, nur auf die wichtigsten Bestandteile ausgedehnt. Die Sesquioxyde, die nur in geringen Mengen vorhanden sind, wurden bei der Berechnung als Aluminium in Rechnung gestellt. Die Differenz der Kationen und Anionen erscheint beim berechneten Abdampfrückstand als Karbonatkohlensäure, in der Ionensumme als Hydrokarbonation.

Die elektrolytische Leitfähigkeit wurde bei 18° C bestimmt und pro Kubikzentimeter reziproke Ohm gefunden:

$$K_{18} = 14,347 \times 10^{-4} \text{ (Durchschnittswert)}$$

An Abdampfrückständen fanden sich Milligramm im Liter:

1027 1/mg (Durchschnittswert).

Die Differenz des gefundenen Abdampfrückstandes vom gewogenen erklärt sich aus Kohlensäureverlusten, die eintreten, wenn Wässer mit hohem Gehalt an Chlorionen und Magnesiumionen eingedampft werden.

Die Einzelergebnisse der Untersuchungen sind in den Tabellen II bis IV zusammengestellt worden.

Die übereinstimmenden Resultate der verschiedenen Wasserproben liefern einen deutlichen Beweis, daß das Salz in dem Wasserbecken gleichmäßig verteilt ist und keine Schwankungen in den Tiefenschichten oder in dem Einmündungsgebiete der Bäche zeigt, wie vielfach vermutet worden ist.

Um die gewonnenen Werte mit den früheren Analysen vergleichen zu können, hat Herr HARTMANN-Wien, die Analyse ULES in Litermilligrammen, Millomol und VON THANschen Äquivalentprozenten berechnet[1]. Es wurde hierdurch erwiesen, daß im Laufe der jüngsten

[1] ULES Analyse 1887 in Litermilligrammen, Millimol und von THANschen Aequivalentprozenten (HARTMANN).

	Liter-milligramme	Millimol	Milligramm-aequivalente	Aequivalent-%
Kationen				
Kaliumion, K'	288,64	7,3822	7,3822	15,016
Natriumion, Na'	687,92	29,9100	29,9100	60,842
Calciumion, Ca''	175,72	4,3853	8,7716	17,843
Magnesiumion, Mg''	37,66	1,54843	3,09686	6,299
			49,16066	100,000
Anionen				
Chlorion, Cl'	1322,73	37,3000	37,3000	75,874
Sulfation, SO_4''	425,08	4,4252	8,8504	18,003
Nitration, NO_3'	8,40	0,01355	0,01355	0,028
Hydrokarbonation, HCO_3' berechnet	182,82	2,99671	2,99671	6,299
			49,16066	100,000
Jonensumme	3128,97	87,9614		
Abdampfrückstand gefunden	3075,00			
» berechnet	3036,05			

THAN, K. v., Die chemische Konstitution der Mineralwässer und die Vergleichung derselben. TSCHERMAKS Mineralog.-petrograph. Mitteil. N. F. Bd. XI. 1890.

HINTZ und GRÜNHUT, L., Besondere Grundsätze für die Darstellung der chemischen Analysenergebnisse. Deutsches Bäderbuch. Leipzig 1907.

Zeit eine bedeutende Abnahme der K', Na' und Cl'-Ionen und eine geringe Zunahme der HCO_3'- und Mg''-Ionen eingetreten ist. Der Salzgehalt hat sich seit den letzten 25 Jahren um fast den dritten Teil verringert, ein Zeichen dafür, daß die Aussüßung des Sees allmählich immer weiter fortschreitet.

Dieser Wechsel der Existenzbedingungen ist sicherlich von großem Einfluß auf die planktonischen Organismen gewesen. Die Veränderungen, welche in der Zusammensetzung der Fauna und in ihren biologischen Verhältnissen hierdurch hervorgerufen worden sind, wird der zweite Teil der Abhandlung ergeben.

Bei einem Gewässer von so hohem Salzgehalte ist zu untersuchen, ob auch innerhalb eines Jahres bedeutende Schwankungen desselben nachweisbar sind, so daß der Chemismus des Sees während einzelner Jahreszeiten für einen daraus resultierenden Einfluß auf die Lebewelt verantwortlich gemacht werden könnte. Zu diesem Zwecke wurde dem See jeden Monat eine Wasserprobe aus 1 m Tiefe entnommen. Die Übersichtstabelle V der Monate Februar 1912 bis Januar 1913 wird über die Analysen Aufschluß geben.

Die einzelnen Monate weisen in ihren physikalischen Konstanten (Dichte und Leitfähigkeit) sowie in ihrem Gehalt an Cl'- und SO_4''-Ionen geringe unregelmäßige Schwankungen auf, die auf meteorologische Verhältnisse zurückzuführen sind. Der geringe Salzgehalt der Februarprobe 1912 dürfte mit der Eisschmelze des Sees im Zusammenhange stehen. Eine zeitweise saline Stratifikation ist nach diesen Untersuchungen in dem flachen Wasserbecken nicht zu vermuten.

Was die Klassifikation des Mansfelder Sees in chemischer Hinsicht anbetrifft, so liegt hier ein salziges oder ein an mineralischen Substanzen reiches Süßwasser vor.

Gasgehalt.

Am 26. September 1912 wurden dem See Proben entnommen zur Feststellung des Gasgehaltes des Wassers. Die Untersuchungen wurden von Herrn Dr. Wagler, Zoologisches Institut Leipzig, ausgeführt, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Die Wasserproben wurden aus den Tiefen: Oberfläche, $1/2$ m, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m, ferner an der Oberfläche in Bucht IV[1],

[1] Den See habe ich für die Bearbeitung nach morphologischen Gesichtspunkten in eine Anzahl größere Abschnitte geteilt, die ich auf der Karte durch unterbrochene Linien markiert und mit römischen Ziffern bezeichnet habe, und auf die ich mich hier bei Angabe des Untersuchungsortes beziehe.

Tabelle V.

	Elektrische Leitfähigkeit $K_{18} = 10^{-4}$ X	Dichte	Chlorionen, Cl′		Sulfationen, SO_4''		Brucinreaktion auf Salpetersäure	Temperatur
			Litermilligramme	Milligrammaequivalente	Litermilligramme	Milligrammaequivalente		
1912								
Februar	8,1	1,00045	165,78	4,6764	181,1	3,6933	neg.	2,25°
März	—	—	—	—	—	—	—	—
April	15,6	1,00123	288,1	8,1268	358,0	7,301	pos.	10,7°
Mai	15,8	1,00086	301,6	8,5076	—	—	pos.	15,9°
Juni	16,1	1,00087	307,2	8,6656	—	—	pos.	20,8°
Juli	16,2	1,00097	300,3	8,4702	370,4	7,5537	pos.	22,1°
August	16,2	1,00117	316,88	8,9387	353,9	7,2177	pos.	16,3°
September	12,2	1,00101	318,63	8,9886	353,9	7,2177	pos.	11,7°
Oktober	12,0	1,00100	329,98	9,3084	353,9	7,2177	neg.	7,9°
November	16,1	1,0006	309,7	8,734	376,6	7,840	neg.	2,25°
Dezember	17,3	1,0013	340,41	9,599	382,7	7,967	neg.	2,2°
1913								
Januar	—	—	318,3	8,9757	—	—	neg.	2,25°

Tabelle VI.

In 1 Liter Seewasser waren enthalten:

Ort	Gelöster Sauerstoff	Freie Kohlensäure	Gebundene Kohlensäure			Temperatur
Seemitte vor Aseleben	ccm	ccm	Litermilligramme	Millimol	Milligr.-Aequiv.	C°
0 m	6,04	—	257,9	4,2273	4,2273	11,3
½ m	5,76	—	—	—	—	11,3
1 m	6,56	—	—	—	—	11,3
3 m	6,96	—	—	—	—	11,3
5 m	5,46	—	—	—	—	11,25
7 m	5,10	—	274,5	4,5000	4,5000	11,25
Mitte B IV Wormsleben	5,87	—	—	—	—	11,3
Vor Einfluß Böse Sieben	5,62	—	274,5	4,5000	4,5000	11,25
Mitte B I Seeburg	5,90	—	—	—	—	11,0

Tabelle VII.

Bindersee: Oberflächenwasser geschöpft in der Mitte des Sees.

	Litermilligramme	Millimol	Milligrammaequivalente	Aequivalent-%	
Kationen					
Kaliumion, K'	28,9	0,7385	0,7385	4,4	44,2
Natriumion, Na'	154,4	6,7150	6,7150	39,8	
Calciumion, Ca''	102,2	2,5520	5,1040	30,2	54,4
Magnesiumion, Mg''	49,8	2,0474	4,0948	24,2	
Aluminiumion, Al'''	2,1	0,0783	0,2349	1,4	
			16,8872	100,0	
Anionen					
Chlorion, Cl'	266,0	7,5014	7,5014	44,42	
Sulfation, SO_4''	349,8	3,6412	7,2824	43,12	
Hydrokarbonation, HCO_3'	128,3	2,1034	2,1034	12,46	
			16,8872	100,00	
Jonensumme	1081,5	25,3772			
Kieselsäure, H_2SiO_3	13,0	0,1658			
Summe des Gelösten	1094,5	25,5430			
Abdampfrückstand gefunden	1002,0				
» berechnet	1026,3				
Leitfähigkeit $K_{18} = 14{,}057 \times 10^{-4}$					

an der Einflußstelle der Bösen Sieben und in Bucht I geschöpft. Die Resultate sind in Tab. VI niedergelegt.

Zur Zeit der Probeentnahme war freie Kohlensäure im See nicht vorhanden, da das Wasser gegenüber Phenolphtaleïn leicht alkalisch war. Die gebundene CO_2 wurde sofort nach der Entnahme mit $^1/_{10}$ Salzsäure und Methylorange als Indikator bestimmt. Darnach war der Gehalt an Hydrokarbonation (HCO_3') über dem Grunde und an dem Einfluß der Bösen Sieben am größten. Im freien Wasser stieg er von 257,9 (Oberfläche) auf 274,5 Litermilligramme (Boden). Der Sauerstoff war in den oberen Schichten 0—3 m in größerer Menge als in den tieferen Schichten 5—7 m enthalten. ebenso war das Oberflächenwasser der pelagischen Zone des offenen Sees sauerstoffreicher als dasjenige der Buchten. In diesen litoralen Gebieten konnte in den Sommermonaten ein größeres Defizit an diesem Gase wahrgenommen werden.

Binder-See.

Einen ähnlichen Salzgehalt wie der Mansfelder See weist der benachbarte Binder See auf, welcher eine Einbruchsstelle des ehemaligen Salzigen Sees darstellt. Der Rückgang des Salzgehaltes hat sich dort in geringerem Maße vollzogen. Da ich dieses Wasserbecken in dem biologischen Teil der Arbeit des öfteren zum Vergleich herangezogen habe, so sei auch die chemische Beschaffenheit dieses Seewassers angeführt. Es stimmt qualitativ vollständig mit den Analysen des Mansfelder-Seewassers überein, nur in den Mengenverhältnissen der gelösten Salze zeigt es geringe Unterschiede (Tab. VII).

II. Teil.

Biologie des Mansfelder Sees.

Vorbemerkung: Geschichtliches über Planktonuntersuchungen des Sees und allgemeiner Charakter der Litoral- und Bodenfauna.

Die faunistischen Berichte, die von diesem See bis jetzt vorgelegen haben, beziehen sich nur auf den planktonischen Inhalt desselben und haben kein tieferes biologisches Interesse. Die Abgelegenheit und die schlechten Bootsverhältnisse mögen dazu beigetragen haben, daß man diesem interessanten Gewässer selbst in neuester Zeit in faunistisch-biologischer Beziehung nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat.

Die ersten Angaben verdanken wir Zacharias. In der 60. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte, Wiesbaden 1887 berichtet er über die »Ergebnisse einer faunistischen Exkursion«, die

er im Juli desselben Jahres an die beiden Salzseen unternommen hat[1]. Sie ist dadurch interessant, daß ZACHARIAS dieselben Planktonarten des Salzigen Sees auch in dem jetzigen Mansfelder See feststellen konnte. Ferner fiel ihm schon damals hier die geringe Reichhaltigkeit der Fauna an Arten bei ungeheuren Individuenmengen im Vergleich mit holsteinischen, mecklenburgischen und westpreußischen Wasserbecken gleicher Größe und Tiefe auf.

Später erwähnen SCHMEIL[2] (1892) und WAGLER[3] (1912) den See in ihren Arbeiten als Fundort verschiedener Copepoden- bzw. Cladocerenspezies. WEIGOLD[4] (1908) führt ein massenhaftes Vorkommen von *Leydigia Leydigii* (SCHÖDLER) in den von ihm im Schilfgürtel gemachten Fängen an. Hierauf beschränkt sich die Literatur über das tierische Plankton des Sees.

Über die pflanzlichen Mikroorganismen, soweit sie als Nahrung der Planktozoen in Betracht kommen, liegen keine Angaben vor. ZACHARIAS berichtet von einem »ziemlichen Reichtum an niederen pflanzlichen Individuen«. Als negativen Charakter gibt er das Fehlen von Flagellaten an und erklärt diese Erscheinung durch die chemische Zusammensetzung des Seewassers. Zu dieser Ansicht wurde er sicherlich durch die Unzulänglichkeit der damaligen Methodik geführt. Meine eigenen Angaben, auf vollkommenerer Arbeitsweise fußend, haben das Gegenteil ergeben.

Litoral- und Bodenfauna.

Leider konnte die Litoral- und Bodenfauna nicht in dem Maße, wie anfänglich beabsichtigt war, in den Gang der Beobachtung einbezogen werden. Ihre Darstellung soll sich in der Hauptsache auf diejenigen Formen beschränken, die regelmäßig an der Grenze dieser beiden biologischen Bezirke beobachtet wurden und von hier aus gelegentlich in die Planktonregion vorstießen.

Die litorale Zone des Sees ist auf den Schilfgürtel von *Phragmites communis* Tr. beschränkt. Sie entbehrt jeder weiteren Besiedelung einer Sumpf- und Wasserpflanzenwelt. Die für norddeutsche Seen

[1] ZACHARIAS, O., Ergebnisse einer faunistischen Exkursion an den süßen und salzigen See bei Halle a. S. Tageblatt d. 60. Versammlg. Deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden, 1887.

[2] SCHMEIL, O., Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibl. Zoologica. Bd. IV und VIII. 1892 u. 1895/98.

[3] WAGLER, E., Faunistische u. biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Bibl. Zoologica. CHUN-Festschrift, 1912.

[4] WEIGOLD, Biologische Studien an Lynceodaphniden und Chydoriden. Int. Rev. d. gesamt. Hydrogr. u. Hydrobiol. Bd. III. 1910/11.

so bezeichnenden submersen Gewächse *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Polygonum* und *Ceratophyllum* usw. fehlen hier. Das reich entwickelte Schilfrohr hat mit seinem weit ausgreifenden Rhizom diese Pflanzenformationen bereits verdrängt. Der Seeboden ist zwischen den *Phragmites*-Beständen verschlammt und reichlich durchsetzt von organischem Detritus. Infolge dieser monotonen Ufervegetation findet sich eine sowohl in quantitativer wie qualitativer Beziehung nur ärmlich entwickelte spezifisch litorale Tierwelt vor.

In vereinzelten Exemplaren wurden in den Fängen folgende Vertreter der Uferfauna vorgefunden:

Rotatorien:

Rotifer vulgaris Schrk., *Diaschiza grazilis* Ehrbg., *Brachionus urceolaris* O. F. M., *Notholca acuminata* Ehrbg., *Pompholyx sulcata* Gosse, *Metopidia lepadella* Ehrbg., *Rhinops vitrea* Gosse.

Cladoceren:

Ceriodaphnia pulchella Sars., *Alona quadrangularis* O. F. M.

Copepoden:

Cyclops bicuspidatus Claus, *Cyclops viridis* Jur., *Cyclops languidus* Sars., *Cyclops serrulatus* Fischer.

Ostracoden:

Cypris fuscata Jur., *Notodromas monacha* O. F. M.

Insektenlarven und Wassermilben waren in den Stocknetzfängen nur sporadisch nachweisbar[1].

In überwiegender Anzahl kamen im sommerlichen Benthos stets *Chydorus sphaericus* O. F. M. und *Leydigia Leydigii* vor. Letztere Form ist im allgemeinen nicht sehr verbreitet und nur selten in dieser Menge vorhanden. Regelmäßig mischten sich die bathylimnetischen Planktonten der pelagischen Zone zur Zeit ihres Auftretens der Uferfauna bei. *Bosmina longirostris* O. F. M., *Polyarthra platyptera* Ehrbg., *Anuraea aculeata* Ehrbg., *Anuraea cochlearis* Gosse konnten an den schilfbe-

[1] Von meinem Kollegen Herrn Cand. rer. nat. WILLY SCHUSTER wurden zur Zeit der Drucklegung dieser Arbeit auf einer Exkursion an den See in den litoralen Distrikten einige Oligochaeten aus der Familie der Naiden konstatiert. Es sind die Arten: *Chaetogaster diaphanus* Gruith., *Chaetogaster diastrophus* Gruith., *Nais pardalis* Piguet, *Dero obtusa* Udek. und *Stylaria lacustris* L. Während die ersteren Naiden in ungeschlechtlicher Vermehrung durch Teilung vorgefunden wurden, konnten von *Stylaria* 3 geschlechtsreife Exemplare angetroffen werden. Bemerkenswert ist ferner noch, daß im Bindersee dieselben Arten festgestellt wurden und außerdem noch 2 Exemplare von *Nais Bretscheri* Michlsn., deren Vorkommen bisher nur aus der Schweiz bekannt war.

wachsenen Stellen das ganze Jahr über zahlreich aufgefischt werden. Sie verhielten sich in ihrem Erscheinen und Verschwinden in der pelagischen und litoralen Zone analog. Zeitweise waren diese Rotatorien in den Plankton- wie in den Uferfängen in fast gleicher Individuenmenge anwesend. *Scapholeberis mucronata*, von WAGLER aus diesem Gewässer angeführt, konnte nie erbeutet werden. Ebenso sind die in der Faunenliste von ZACHARIAS erwähnten Litoralformen in der Hauptsache wohl dem Salzigen See zuzurechnen.

Charakteristisch für den Mansfelder See ist das Vorkommen des typischen Brackwasserpolypen *Cordylophora lacustris* Allm., der hier auffällig kurze Tentakel aufweist. Er bildet in einer Tiefe von etwa $1/2$ m an den älteren Schilfstengeln dichte Kolonien und ist an den Stellen zu finden, die stärkerem Wellenschlage ausgesetzt sind. Er kommt zusammen mit *Plumatella reptans* und zahlreichen Stöcken von *Euspongilla lacustris var. ramosa* vor. Individuen von *Cristatella mucedo* L. waren nicht selten.

Da Mitteldeutschland außerordentlich arm an größeren Wasseransammlungen ist, so machen die Wasservögel auf ihrem Zuge nach dem Süden und umgekehrt hier häufig Station. Auch bietet das Phragmitetum günstige Bedingungen für eine Ansiedelung dar. Der Ornithologe findet deshalb an diesem See eine seltene Vogelfauna[1] vor.

Auf den angrenzenden Ufern, wo das Salz durch beständige Verdunstung in stärkerer Konzentration enthalten ist, hat sich neben einer reichen und interessanten Halophytenflora[2] eine eigene Coleopterenwelt eingebürgert.

Den Seegrund habe ich keiner eingehenden Untersuchung unterzogen. Der schlammig-tonige Bodenabsatz, welcher infolge zahlreicher verwesender organischer Substanzen einen starken Geruch nach Schwefelwasserstoff aufweist, bietet wahrscheinlich schlechte Lebensbedingungen für die Entwicklung grundbewohnender Organismen. Die dem Litoral angehörende Form *Leydigia Leydigii* konnte auch hier neben *Amoeba limax* Duj., verschiedenen Nematoden und spärlichen Insektenlarven mit der Schlammdredsche nachgewiesen werden. *Cyclops fimbriatus* Fischer wurde vereinzelt in der Seeburger Bucht angetroffen.

Der Bodenschlick enthält in der Uferzone zahlreiche, mitunter

[1] Hierbei möchte ich auf die Sammlung des bekannten Ornithologen Pfarrer KLEINSCHMIDT in Dederstedt aufmerksam machen.

[2] EGGERS, H., Verzeichnis der in der Umgeb. von Eisleben beobachteten wildwachsenden Gefäßpflanzen. Eisleben, 2. Aufl.

seltene Bacillariaceen, die sich teilweise auch in den Planktonfängen aus der Tiefenschicht vorfanden. Herr REICHELT-Leipzig hatte die Freundlichkeit, eine Schlammprobe einer genaueren Durchsicht zu unterziehen. Er konnte darin 38 Arten[1] feststellen, von denen das Vorhandensein von *Campylodiscus bicostatus* Ehrbg. und *Nitzschia paradoxa* Grun. bemerkenswert ist, weil diese Algen bisher nur aus salzhaltigen Gewässern bekannt geworden sind.

A. Spezielle Betrachtung des Planktons.

1. Methode der Untersuchung.

Zur Beschaffung des Planktonmaterials dienten als quantitative Fangapparate Pumpe, Schöpfflasche, Zentrifuge und Filter. Es ist schon genügend in der Literatur über diese neueren Fangmethoden geschrieben worden, so daß jede weitere Auseinandersetzung gespart werden kann. Erwähnen möchte ich nur, daß ein quantitatives Arbeiten in einem See, der in den Sommermonaten eine überaus reich entwickelte Wasserblüte besitzt, erst durch Einführung der Pumpe in die Planktontechnik ermöglicht wurde.

Ich benutzte eine Saug- und Druckpumpe mit Klappenventilen, die auf einem hölzernen Dreifuß befestigt war und pro Minute 60 l Wasser förderte. Als Schlauch verwandte ich einen Gummischlauch von 30 mm Lichtweite mit Spiraleinlage. Sein unteres Ende trug einen Trichter von 25 cm Durchmesser und 20 cm Länge. Er hatte den Zweck, die Organismen besser zur Schlauchöffnung zu leiten, indem er die ganze durch verschiedene Stromintensität sich auszeichnende Saugzone einschloß. Damit sollte einem Nachteil dieser Methode abgeholfen werden, den ihre Gegner immer wieder hervorheben. Das schwere eiserne

[1] *Amphora ovalis* Kütz, *Amphora pediculus* Grun. auf *Nitzschia sigmoidea* sitzend, *Cymbella lanceolata* Heib., *Cymbella tumida* Bréb., *Encyonema ventricosum* Ehrbg., *Pinnularia viridis* Kütz, *Pinnularia maior* Kütz, *Navicula cryptocephala* Kütz, *Navicula radiosa* Kütz, *Navicula cuspidata* Kütz, *Navicula sculpta* Ehrbg., *Navicula gracilis* Kütz, *Navicula anglica* Ralfs, *Pleurosigma attenuatum* W. Sm., *Cocconeis pediculus* Ehrbg., *Cocconeis placentula* Ehrbg., *Gomphonema olivaceum* Kütz, *Rhoicosphenia curvata* Grun., *Epithemia Westermanni* Kütz, *Epithemia sorex*, *Rhopalodia ventricosa* O. F. Müll., *Synedra ulna* Ehrbg., *Synedra delicatissima* W. Sm., *Cymatopleura hibernica* W. Sm., *Cymatopleura elliptica* W. Sm., *Cymatopleura solea* var. *apiculata* W. Sm., *Nitzschia circumsuta* Grun., *Nitzschia sigmoidea* W. Sm., *Nitzschia sigma* W. Sm., *Nitzschia hungarica* Grun., *Nitzschia (Bacillaria) paradoxa* Grun., *Campylodiscus clypeus* Ehrbg., *Campylodiscus echeneis* Ehrbg., *Campylodiscus bicostatus* Ehrbg., *Surirella splendida* Ehrbg., *Surirella striatula* Ehrbg., *Melosira varians* Ag., *Cyclotella Meneghiniana* Kütz (pelagisch).

Saugventil, an das der Trichter geschraubt war, diente zugleich als Gewicht für den Schlauch. Der Ausfluß der Pumpe wurde in einen eigens für diese Untersuchungen konstruierten weiten Filtrator aus MÜLLER-Gaze Nr. 25 geleitet, aus dem das Wasser in ein großes kalibriertes Zinkgefäß floß. Der Rückstand aus dem Filtrator wurde in graduierten Gläsern gesammelt und sofort durch Zusatz von Formol fixiert.

Die Untersuchungen wurden in Gestalt von Stichproben und Stufenfängen in einem Zeitintervall von je 10 Tagen ausgeführt. Es wurden für das Netzplankton 20 l Wasser aus den folgenden Schichten gepumpt:

Oberfläche — 1/2 m
1 m — 2 »
2 » — 4 »
4 » — 6 »
6 » — Grund.

Die saugende Öffnung des Trichters wurde während des Fanges gleichmäßig und langsam durch die betreffende Wasserregion geführt. Aus denselben Tiefen wurden alle 4—5 Tage Wasserproben von 1 l mit der MAYERschen Schöpfflasche für das Zentrifugenplankton entnommen. Sie mußten sofort in besonderen Zinkblechcylindern vor intensiver Belichtung und durch nasse Tücher vor starken Temperaturschwankungen geschützt werden. Schon ein kurzes Stehenlassen dieser Schöpfproben ohne jene Schutzmittel brachte Veränderungen in der Quantität und Qualität dieser zarten Protisten mit sich.

Je 10 ccm Seewasser wurden am Ufer 10 Minuten lang zentrifugiert, womit ich eine vollkommene Sedimentation erreichte. Es stand mir zu diesem Zwecke eine Handzentrifuge zur Verfügung mit 3500—4000 Umdrehungen pro Minute[1].

Die Filtriermethode (gehärtete Faltenfilter der Firma SCHLEICHER u. SCHÜLL) kam nur für die Kolonien der wasserblütebildenden Algen, welche sich nicht zentrifugieren lassen, zur Verwendung. Für das Zentrifugenplankton werden durch Filtrieren, wie WOLTERECK schon in Lunz gezeigt hat, keine brauchbaren Werte erzielt. Die in unzähligen Mengen auftretenden jungen *Microcystis*-Stadien und die Alge *Pleurococcus punctiformis*, ebenso wie Schwärmsporen und die *Cyclotella*

[1] Diese Zentrifuge »Medico G« mit doppeltem Antrieb von der Fa. HUGERSHOFF, Leipzig, eignet sich sehr gut zu derartig planktologischen Arbeiten an abgelegenen Gewässern, wo man weder die bequemere Turbinen- noch Elektromotorzentrifuge verwenden kann. Bei Handzentrifugen von geringer Tourenzahl ist bedeutend längere Zentrifugierdauer nötig!

hyalina konnte ich nur in unkenntlichem Zustande und in verhältnismäßig geringer Anzahl nachweisen.

Die Fänge wurden vor Aseleben an der tiefsten Stelle des Sees ausgeführt. Die Lage derselben war durch Boje markiert (cf. Karte [illegible]). Die Entnahme der Proben geschah über ein Jahr lang regelmäßig in den festgesetzten Zeitintervallen vom verankerten Boote aus. Ungünstige Wind- und Eisverhältnisse zwangen mich, in den Monaten Januar, Februar und November, Dezember 1912 geringe Einschränkungen in den programmäßigen Fahrten eintreten zu lassen.

Das gewonnene Material wurde auf dem Zähl-Objektträger, bez. der Zählplatte einer genauen qualitativen und quantitativen Bestimmung unterworfen[1]. Die hohen Individuenzahlen erschwerten die Zählung ganz beträchtlich. Es durften trotzdem die verarbeiteten Wassermengen nicht noch weiter reduziert werden, um daraus entstehenden Fehlerquellen vorzubeugen.

Das Zentrifugensediment wurde je nachdem auf $^3/_{10}$ bis 2 ccm verdünnt und möglichst gleichmäßig verteilt. Dieser Menge wurde ein Flüssigkeitsquantum von $^1/_{25}$ ccm entnommen und auf die in ihm vorhandenen Individuen durchgezählt (Vergrößerung 500, Leitz Obj. 5, Ok. 4). Es wurden von jedem Einzelversuch jeder Versuchsserie zwei bis drei Stichproben durchgezählt, der Durchschnitt bestimmt und auf das Ganze zurückgeschlossen. Mitunter mußte eine Betäubung der Organismen durch Osmiumdämpfe oder Chloralhydrat vorgenommen werden.

Die quantitativ-qualitative Analyse des Netzplanktons wurde in analoger Weise ausgeführt. Das Flüssigkeitsvolumen, auf das die Probe nach ein- bis zweitägiger Sedimentation gebracht wurde, schwankte je nach der Individuenmenge zwischen 3—8 ccm, sodaß möglichst viele Planktonten gezählt wurden und auch die in geringerer Anzahl im Fange vorhandenen eine genaue Berücksichtigung erfahren konnten. Es wurden $^1/_2$ ccm von dem Gemische mittels Meßpipette auf die Zählplatte gebracht (Vergrößerung 56, Leitz Obj. 2, Ok. 4) und die Tiere in Zählprotokollen eingetragen. Von den nur in geringer Anzahl vorhandenen Exemplaren wurde der ganze Fang durchgezählt.

Berücksichtigt wurden sämtliche lebende Zooplanktonten des Sees, wobei auch Alterszustände und sexuelle Verhältnisse qantitativ festgelegt wurden. Eine Unterscheidung war hier oft mit Schwierigkeiten verbunden. Bei dem Zentrifugenplankton wurden nur die plasma-

[1] Zur Untersuchung wurden teilweise der bewegliche Zähltisch (Zwickert, Kiel) und das Zählmikroskop nach Hensen benutzt.

erfüllten Exemplare der Bacillariaceen in die Zählung einbezogen. Die leeren Schalen fanden keine Berücksichtigung. *Cyclops strenuus* und *Cyclops Leuckarti*, ferner sämtliche Jugendstadien der Copepoden wurden in je einer Kategorie zusammengezählt, da eine genaue Unterscheidung der einzelnen Arten bei der ohnehin schon langwierigen Zählarbeit nicht durchführbar war.

2a. Zusammensetzung des Netzplanktons.

Planktonliste.

Rotatorien.

Anuraea aculeata Ehrbg.
Anuraea cochlearis Gosse.
Polyarthra platyptera Ehrbg.
Triarthra terminalis Plate var. *maior* nov. var. (Colditz).
Brachionus angularis Gosse var. *bidens* Plate
Brachionus pala Ehrbg.
Asplanchna priodonta Gosse.
Asplanchna brightwelli Gosse.
Synchaeta pectinata Ehrbg.

Cladoceren.

Daphnia longispina O. F. M. var. *longispina-galeata*.
Diaphanosoma brachyurum Liév.
Bosmina longirostris O. F. M.
Chydorus sphaericus O. F. M.
Leydigia Leydigii Schödler.

Copepoden.

Diaptomus salinus Daday.
Cyclops strenuus Fischer.
Cyclops Leuckarti Claus.

Diese Übersichtstabelle zeigt, daß die Planktonfauna des Mansfelder Sees nicht so mannigfaltig ist, wie diejenige der norddeutschen Wasserbecken von gleicher Größe und Tiefe. Es fehlen hier viele Formen, welche in allen kleineren und größeren Gewässern dort angetroffen werden. Die vorhandenen Planktonten sind sämtlich Vertreter des reinen Süßwassers, bieten aber durch ihren geringen Artenreichtum bei auffallend hohen Individuenzahlen Anklänge an die Brackwasserfauna dar. Sicherlich haben die Schwankungen des Salzgehalts auf die Entwicklung der empfindlicheren Organismen nachteilig gewirkt und sich nur solche Formen erhalten, bzw.

neu angesiedelt, welche sich den erheblichen Veränderungen dieser Lebensbedingungen anzupassen vermochten. Das vorstehende Verzeichnis zählt neun Arten Rotatorien auf, wovon ZACHARIAS nicht eine anführt, fünf Arten Cladoceren, die durch diesen Forscher, ferner durch WAGLER und WEIGOLD aus dem Wasserbecken bekannt sind und drei Copepodenspezies. SCHMEIL erwähnt nur *Cyclops Leuckarti* und *Diaptomus salinus*. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß er auch *Cyclops strenuus*, über den er keine speziellen Fundorte angibt, und den ich als Hauptrepräsentanten der pelagischen Cyclopiden des Sees nachweisen konnte, hier vorgefunden hat.

2b. Biologische und morphologische Bemerkungen zu den Planktonten mit besonderer Berücksichtigung der Periodizität.

Die Beobachtung der einzelnen Netzplanktonspezies hat in diesem Gewässer verschiedene Abweichungen von den Funden aus andern Seen ergeben. So zeigten die Individuen in ihrem jahreszeitlichen Auftreten hier teilweise ein andres Verhalten. Da die Periodizitätsverhältnisse der einzelnen Planktonten noch keineswegs geklärt sind, sei mir gestattet, im Folgenden etwas näher darauf einzugehen. Einen raschen Überblick über die wichtigsten Ergebnisse der Zähltabellen geben die LOHMANNschen Kugelkurven[1], auf welche ich in betreff der genaueren Daten bei diesen quantitativ-vergleichenden Studien hinweisen möchte.

Rotatorien.

Diese überwogen im Plankton nach Anzahl der Arten. *Anuraea aculeata* und *Polyarthra platyptera* konnten während des ganzen Jahres festgestellt werden. *Anuraea cochlearis*, *Brachionus angularis* var. *bidens* und *Asplanchna priodonta* waren wenige Monate nicht nachweisbar, womit nicht gesagt sein soll, daß diese Rotatorien fehlten, sondern nur, daß sie sich infolge ihrer geringen Individuendichte der Beobachtung entzogen. *Brachionus pala*, *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna brigthwelli* wurden sonderbarerweise nur wenige Wochen in wahrnehmbarer Menge vorgefunden. *Triarthra terminalis* var. *maior* war in den Herbst-, Winter- und Frühjahrsmonaten im Plankton anwesend.

Anuraea aculeata (Fig. 3). Die höchste Individuenzahl wurde Ende Februar unter dem Eise erreicht (29./II. Mittelwert 23 700)[2]. Eine weitere maximale Entfaltung konnte Mitte Juli (22./VI. Mittel-

[1] Cf. Erklärung zu den Planktonkurven S. 629.

[2] Mittelwert für die Individuendichte in 20 Liter Seewasser, berechnet zum Vergleiche mit den Fangzahlen aus anderen Gewässern.

wert 3300) und Mitte September (19./IX. Mittelwert 1700) beobachtet werden. *Anuraea* ist in den meisten Seen Sommerform (Plöner-, Dobersdorfer See). Nur LAUTERBORN erwähnt sie im Winter »sehr häufig in allen Gewässern« In den Lauerschen Teichen in der Nähe von Leipzig fällt das Maximum in den Mai. Die Sommerindividuen waren kleiner als diejenigen des Winters. Die Länge der Mediandornen variierte zwi-

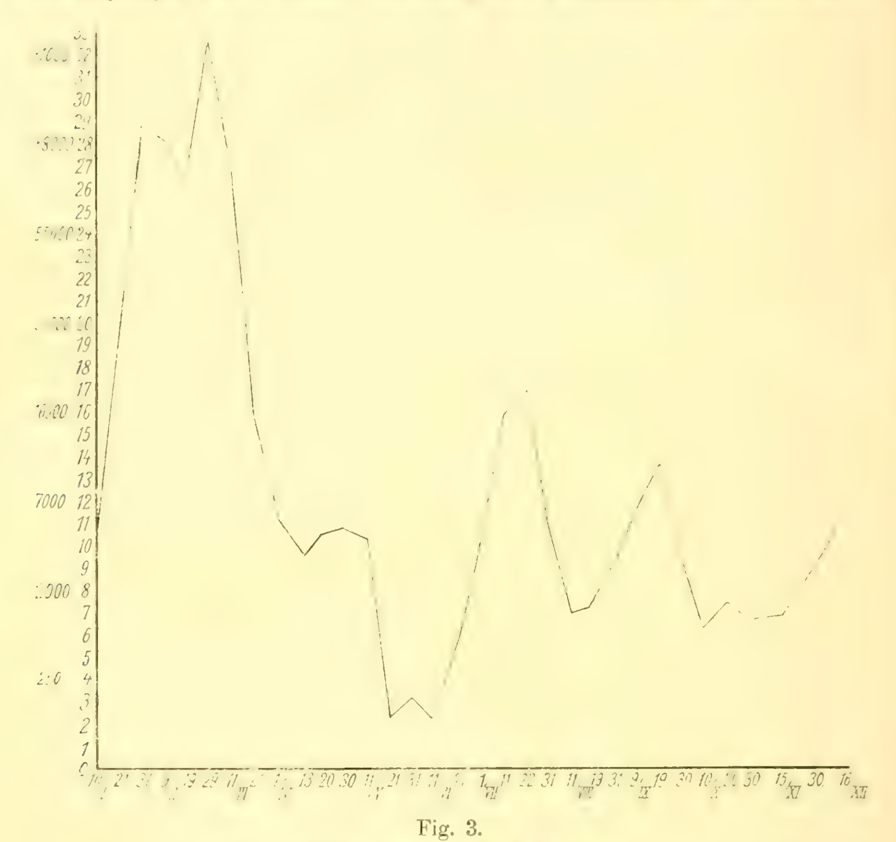


Fig. 3.

Jahrescyclus von *Anuraea aculeata* Ehrbg.

schen 34 und 45 μ, die Panzerlänge zwischen 125 und 160 μ, die Breite des Panzers zwischen 80 und 108 μ, die Länge der Hinterdornen zwischen 79 und 100 μ.

Polyarthra platyptera (Fig. 4) wies zwei dicht aufeinanderfolgende Hauptmaxima im Mai (21./V. Mittelwert 7200) und Juni (21./VI. Mittelwert 13500), ein kleines Nebenmaximum im Juli und eine dritte stärkere Entfaltung im September-Oktober auf (30./X. Mittelwert 4300). Die Zahlen von Mitte Dezember bis Anfang Mai lassen eine

deutliche Minimumperiode erkennen. Nach der Literatur ist von diesem Rädertier in Seen nur ein jährliches Maximum bekannt. Es liegt im Oberen Zürichsee und Katzensee im September, Neuenburger und

Fig. 4.

Jahrescyclus von *Polyarthra platyptera* Ehrbg.

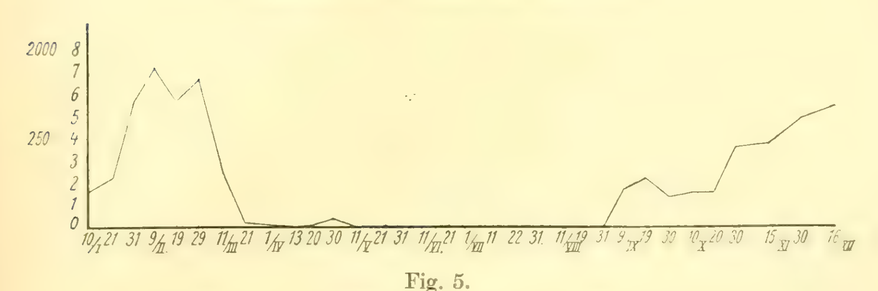


Fig. 5.

Jahrescyclus von *Triarthra terminalis* Plate var. *maior* nov. var.

Montiggler Seen im Juni, Plöner-, Dobersdorfer- und Vierwaldstättersee im Juli und August. Im Greifensee und Luganer See fehlt *Polyarthra* in den Wintermonaten.

Triarthra terminalis var. *maior* nov. var. (Fig. 5) ist ein ausgesprochener Winterplanktont. Von Anfang Mai bis Ende August war er

nicht nachweisbar, die maximale Produktion erreichte er im Februar (9./II. Mittelwert 250). Er unterscheidet sich von *Triarthra terminalis,* die nur aus wenigen Wasserbecken bekannt ist (Czardamerower See in Pommern, Gewässer in der Nähe von Bonn), durch die Größe der Form, zeigt aber mit ihr Übereinstimmung bezüglich der Inserierung des Hinterdornes und der kaum wahrnehmbaren Zähnelung der Vorderdornen (Fig. 6). In der Größe gleicht diese *Triarthra* vollkommen der *Triarthra longiseta* Ehrb. Messungen an zahlreichen Individuen ergaben im Mittel folgende Dimensionen:

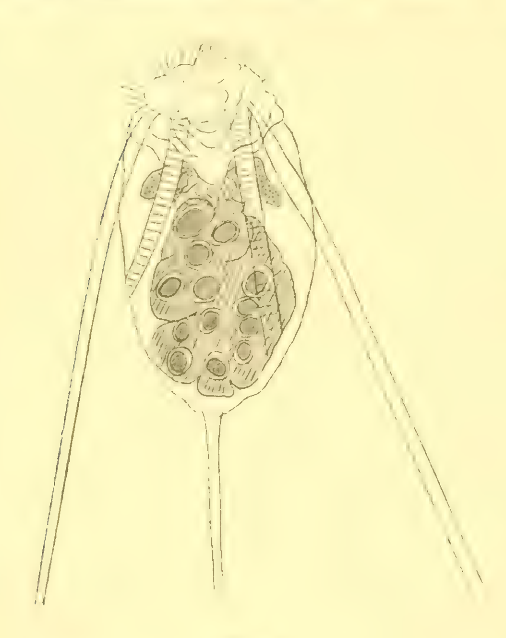


Fig. 6.
Triarthra terminalis Plate var. *maior* nov. var. Vergr. 290.

Körper	162 μ
Seitliche Borsten	387 μ
Hintere Borste	325 μ.

Triarthra longiseta tritt im Gegensatz zu jener Art hauptsächlich im Sommer auf. Im Plöner See kam sie in bedeutenderen Mengen nur in den Monaten Juni bis November, im Luganer See vom Mai bis Juni vor. In den Lauerschen Teichen fehlte sie im Winter vollkommen. Die Periodizität von *Triarthra terminalis* Plate ist leider nicht genauer bekannt. Ob in der *Triarthra* des von mir untersuchten Gewässers eine Übergangsform von *Tr. terminalis* zu *Triarthra longiseta* vorliegt, kann ich nicht entscheiden. Wahrscheinlich kommt diese Form auch noch in anderen Gewässern vor, ist aber bisher einfach mit *Tr. longiseta* identifiziert worden.

Brachionus angularis var. *bidens* (Fig. 7) verlegte die maximale Entwicklung ebenfalls in die kälteren Monate (Januar bis Anfang Mai). Hauptmaximum am 30. April (Mittelwert 26 900), ihm ging ein Nebenmaximum am 31. Januar (Mittelwert 5900) voran. Von Mitte Mai bis Anfang September trat diese Spezies nur vereinzelt auf, im Juli konnte überhaupt kein Exemplar erbeutet werden. Eine Zunahme der Indi-

viduenzahl trat erst wieder im September ein. Dieser *Brachionus* hat in dem Plankton der Seen, soweit diesbetreffende Untersuchungen vorliegen, nie so hohe Zahlen erlangt. Er kam im Mansfelder See ausschließlich in der var. *bidens* Plate vor.

Anuraea cochlearis Gosse (Fig. 8) war im Winter nur spärlich vertreten, fehlte von März bis Mitte Juli und erreichte ihre maximale

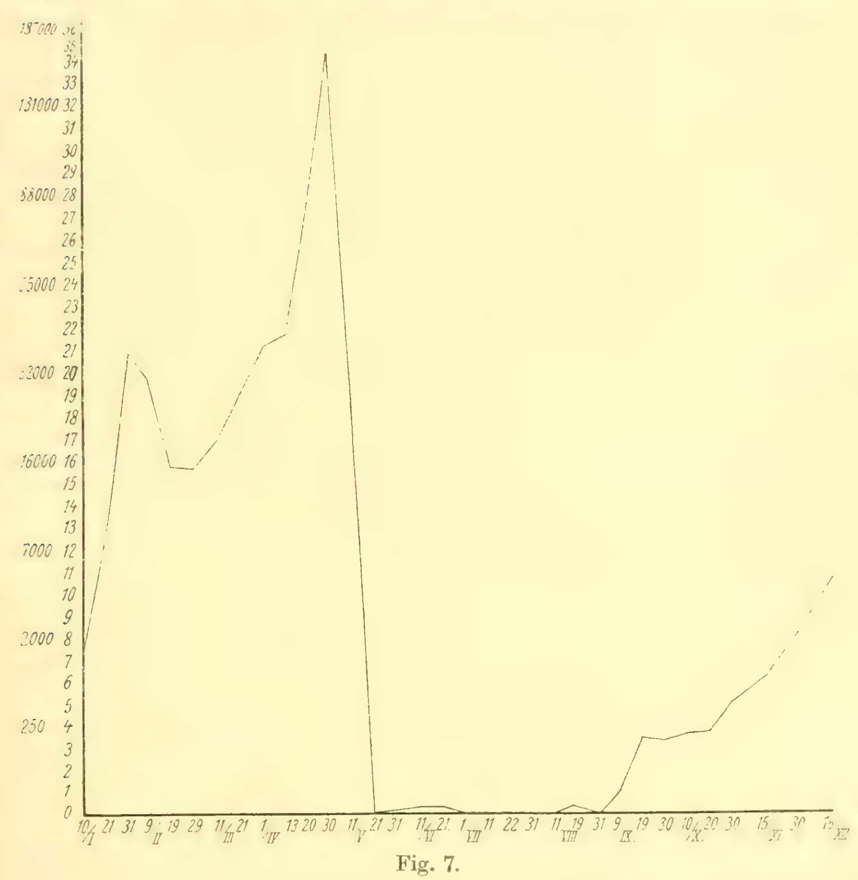


Fig. 7.

Jahrescyclus von *Brachionus angularis* Gosse var. *bidens* Plate.

Volksdichte September bis November (15./XI. Mittelwert 11 700). In ähnlicher Weise verlief die Jahreskurve im Luganer See. Aus dem Plöner-, Dobersdorfer,- Neuenburger-, Züricher See ist *Anuraea cochlearis* als typischer Sommerorganismus bekannt. Im Moritzburger Großteich bei Dresden, welcher das dem Mansfelder See am nächsten gelegene größere Gewässer ist, von dem wir etwas Näheres über die temporale Verteilung der Planktonorganismen wissen, hatte diese Art in

den kältesten Monaten ihr Maximum. Dasselbe wird aus den Montiggler Seen berichtet. Im Katzensee und Lac d'Annecy war sie im Mai am

Fig. 8.

Jahrescyclus von *Anuraea cochlearis* Gosse.

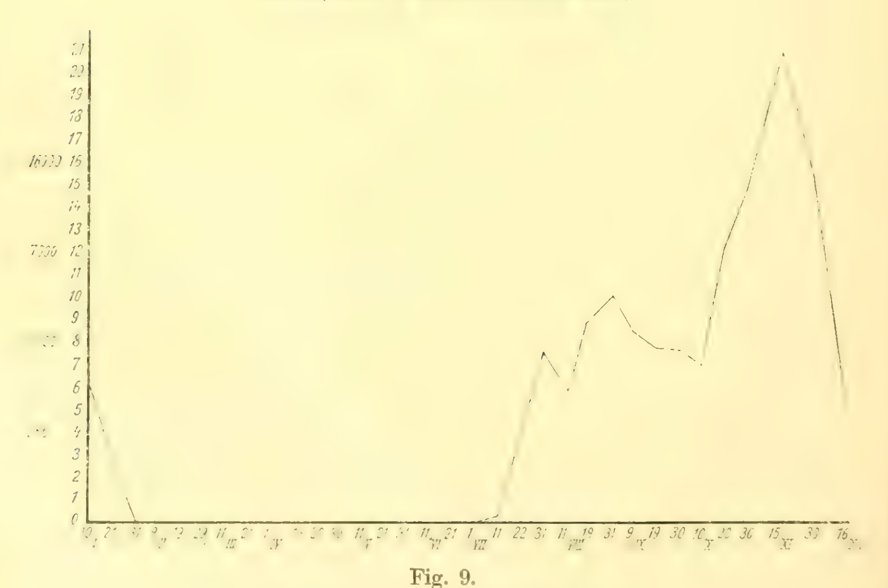


Fig. 9.

Jahrescyclus von *Asplanchna priodonta* Gosse.

zahlreichsten. Nach dem Winter zu zeigte sich im Mansfelder See bei dieser Form ebenfalls die Tendenz zur Verlängerung des Caudalstachels. Die Extreme der Mittelmasse von August- und Dezember-Individuen waren 51 μ und 72 μ.

Asplanchna priodonta Gosse (Fig. 9) erreichte im November ihre bedeutendsten Zahlen (15./XI. Mittelwert 6200). Sie war Februar—Juni im Plankton abwesend. Im September—Dezember 1911 war sie im Gegensatz zu 1912 nur vereinzelt in den Fängen enthalten. Es wurde diese Erscheinung durch die ungünstigen Nahrungsverhältnisse

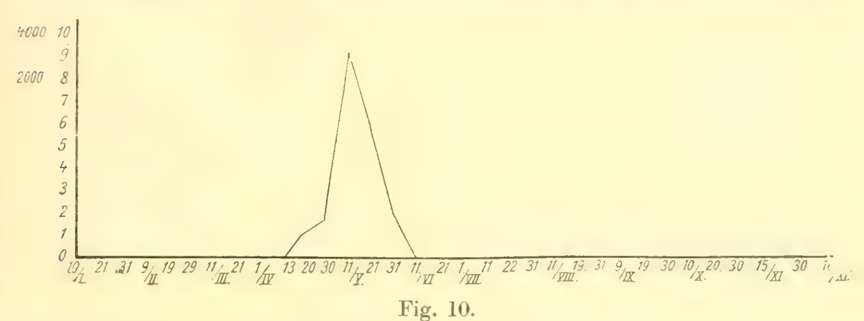


Fig. 10.

Jahrescyclus von *Asplanchna brightwelli* Gosse.

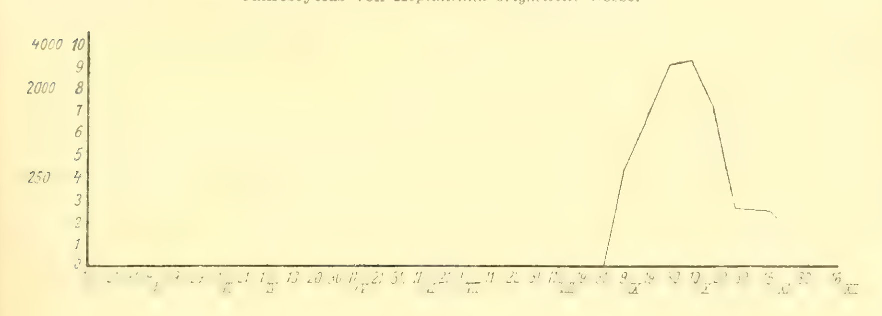


Fig. 11.

Jahrescyclus von *Synchaeta pectinata* Ehrbg.

zu dieser Zeit bedingt. *Asplanchna* gilt in vielen Seen als Leitform für das Winterplankton (Alpenseen). In Norddeutschland wurde das Maximum im Juli beobachtet. Männchen konnte ich in wenigen Exemplaren Ende Oktober nachweisen, ebenso konstatierte ich bei dieser wie bei der folgenden Art vereinzelt Latenzeier.

Asplanchna brigthwelli Gosse zeigte sich in meinen Fängen zum ersten Male Mitte April. Kurz nach ihrem Erscheinen erreichte die Kurve (Fig. 10) ihren Hochstand, aber ebenso rasch wie sich *Asplanchna* entwickelte, vollzog sich der Abfall. In den übrigen Monaten wurde

sie im Plankton nie vorgefunden. Sonderbarerweise konnte THALLWITZ das Auftreten dieser Spezies im Moritzburger Großteich zu genau derselben Zeit feststellen.

Die folgenden Rotatorien wurden ebenfalls bloß auffallend kurze Zeit beobachtet. Sie erlangten nur geringe Produktionswerte.

Synchaeta pectinata Ehrbg. (Fig. 11) war von September bis Anfang Dezember vertreten (10./X. Mittelwert 550). In den dänischen Seen, im Plöner See und in den Altwässern des Rheins ist dieser Planktont perennierend, namentlich zahlreich im Frühjahre. Dasselbe gilt von dieser Art in verschiedenen Alpenseen (Montiggler Seen). Im Katzensee und Luganer See beschränkte sich ihr Vorkommen auf die Wintermonate. FUHRMANN fand das Maximum im Neuenburger See zur Zeit der stärksten Erwärmung des Wassers, im August. Eibildung habe ich nur in beschränktem Maße feststellen können. Das Auftreten dieser Form fiel mit dem Maximum von *Cyclotella Meneghiniana* zusammen.

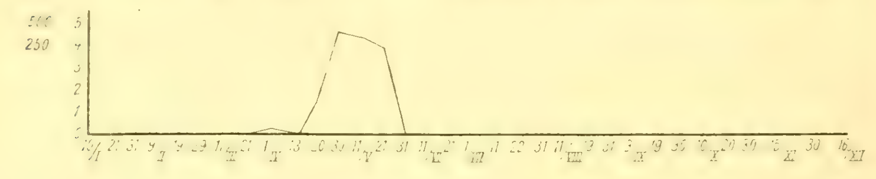


Fig. 12.
Jahrescyclus von *Brachionus pala* Ehrbg.

Brachionus pala Ehrbg. (Fig. 12) wurde im April und Mai zur Zeit der ersten Entwicklungsperiode von *Microcystis* (30./IV. Mittelwert 60) angetroffen. Im Moritzburger Großteich war dieses Rädertier ebenfalls nur jene kurze Zeit nachweisbar. In den meisten kleineren Gewässern wurde dieser *Brachionus* perennierend mit einem Frühjahrs- und Herbstmaximum vorgefunden. Er trat im Plankton stets in der typischen Form auf, während in den Uferfängen gelegentlich auch Exemplare der *forma amphiceros* (Ehrbg.) gesehen wurden.

Cladoceren.

Nur drei Formen dieser Gruppe nehmen an der Zusammensetzung dieses Seeplanktons teil. *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* var. *longispina-galeata* hielten das ganze Jahr über aus, *Diaphanosoma brachyurum* kam nur in den Sommermonaten vor. Mit Ausnahme von *Bosmina* waren die Unterschiede der Maxima und Minima der Jahrescyklen der beiden andern Formen naturgemäß nicht in dem Maße ausgeprägt wie bei den Rotatorien.

Bosmina longirostris O. F. M. Die Netzfänge ließen ein Hauptmaximum im Mai (21./V. Mittelwert 32 500) und eine Periode maximaler Entwicklung erkennen, die Anfang Juli nach der maximalen Entfaltung von *Pleurococcus punctiformis* einsetzte und ihr Ende Anfang November erreichte (19./IX. Mittelwert 12 500). Die Kurve (Fig. 13) zeigt viele Schwankungen. Das zahlreiche Vorkommen dieses

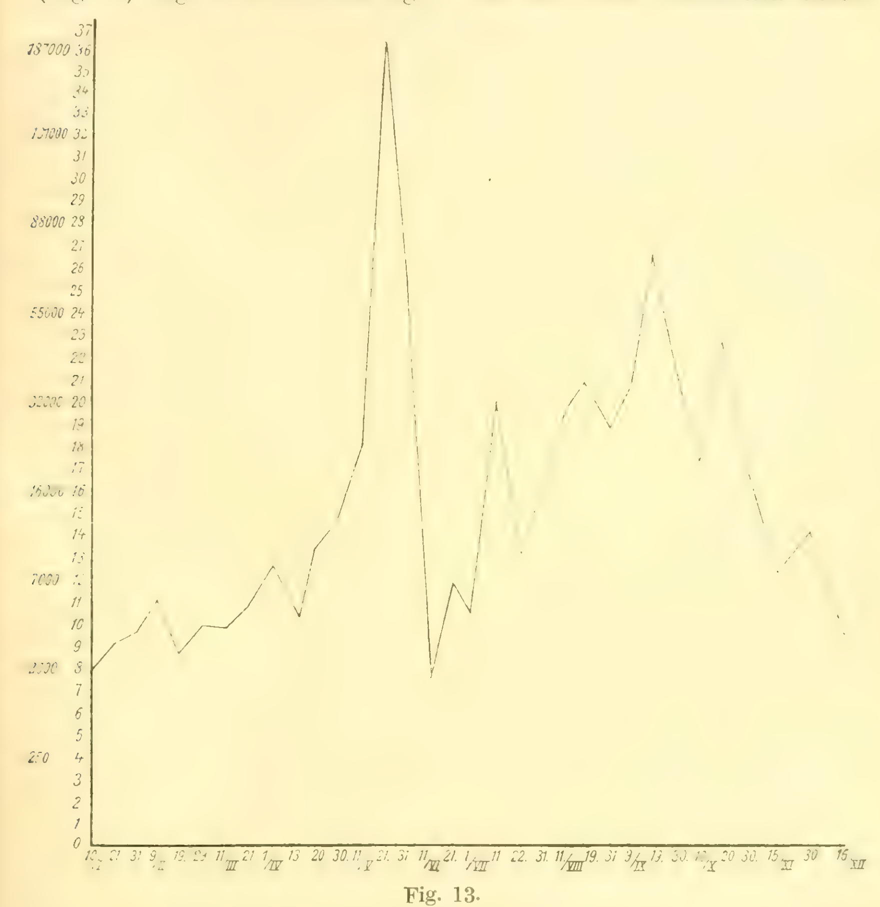


Fig. 13.
Jahrescyclus von *Bosmina longirostris* O. F. M.

Krusters im Winter beweist, daß dem Einfluß der Temperatur auf seine Periodizität keine direkte Bedeutung zukommt. Burckhardt, Bally und Brutschy berichten sogar, daß derselbe in den Alpenseen die kalte Jahreszeit bevorzugt. Im Plöner See fand Apstein ihn im Juli am häufigsten. Die Formvariation dieser Bosmine, die sich hier übereinstimmend wie in den übrigen Gewässern verhielt, wird am besten

von WESENBERG geschildert. Das Variationsmaximum der mittleren Körpergröße wurde im Mai zur Zeit der stärksten Fortpflanzung beobachtet. Die sämtlichen Fänge wiesen nur Weibchen mit Sommereiern auf. Männchen kamen vereinzelt Mitte Oktober bis Mitte November vor.

Daphnia longispina O. F. M. var. *longispina-galeata* (Fig. 14) erreichte ihre höchste Individuenzahl gleichzeitig mit *Bosmina* im Mai (31./V. Mittelwert 6100), ein zweites Maximum im Juli (1./VII. Mittelwert 1250). Sie überdauerte den Winter selbst unter dem Eise in noch beträchtlichen Mengen. Aus dem Verlauf der Jahreskurve könnte vermutet werden, daß höhere Wärmegrade die Entwicklung dieser Art

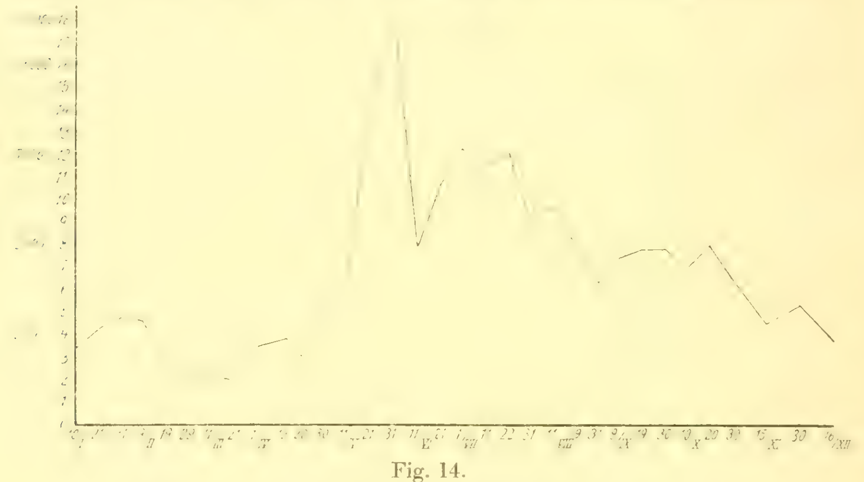


Fig. 14.
Jahrescyclus von *Daphnia longispina* O. F. M. var. *longispina-galeata*.

begünstigten. Daß diese Erscheinung noch andre Gründe hat, beweist die gleichzeitige Beobachtung der Ernährungsverhältnisse. Die geringere Individuendichte im Winter ist sicherlich nach meinen Kulturversuchen auch eine Folge des geringeren Nahrungswertes der *Cyclotella hyalina* für größere Planktonten. Ephippialweibchen fand ich nie vor, dagegen im Mai und Juni sowie im Oktober und November vereinzelte Männchen. Da ziemlich viel Material untersucht wurde, muß man annehmen, daß Ephippien in dem Beobachtungsjahre sehr wenig oder überhaupt nicht gebildet wurden. Die Männchen von *Daphnia* ebenso wie diejenigen von *Bosmina* scheinen einen Generationswechsel nicht eingeleitet zu haben. Es ist sicher nicht ausgeschlossen, daß bei diesen Formen gelegentlich in beschränktem Maße Wintereier gefunden werden. Sie haben wahrscheinlich nur infolge der Konstanz der

Lebensbedingungen im See, die in erster Linie durch die dauernd reichhaltige Nahrung geboten ist, die Gewohnheit, in regelmäßigen Intervallen Ephippien zu bilden, aufgegeben.

WAGLER hat die *Daphnia* des Mansfelder Sees in seiner Arbeit bereits kurz skizziert: »Sie zeichnet sich vor den übrigen Formen dieser Art durch fast rundes Rostrum, geringe Größe, kleinen, wenig breiten behelmten Kopf und einen winzigen Augenfleck aus, der mitunter kaum nachzuweisen ist und diese *Daphnia* der *Daphnia cucullata* sehr nahe bringt.« Ich möchte zur weiteren Charakterisierung hinzufügen, daß die Riechstäbchen der Vorderfühler am mittleren Abschnitte des Rostrums sitzen, ferner auf die konstant kleine Zahl der Abdominalkrallen (7—9) hinweisen.

Die Temporalvariationen dieser *Daphnia* waren deutlich ausgeprägt, und zwar in ähnlicher Weise wie bei der *Daphnia longispina* des Moritzburger Großteiches. Fast jedes Gewässer zeigt eine eigne Cyclomorphose dieser Art, die sich unter dem Einfluß der verschiedenen Existenzbedingungen herausgebildet hat. In neuerer Zeit wird, durch die Revision der Daphniensystematik bedingt, diesen Veränderungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Im Januar- bis Märzplankton fanden sich nur typische *longispina*-Formen mit rundem Kopf, schwach entwickelter Crista und stumpfem Rostrum vor, ebenso in der ersten Hälfte des April. Von Mitte dieses Monats an traten in wenigen Exemplaren junge Individuen hinzu, die alle helmartig zugespitzte Scheitel zeigten. Zu derselben Zeit wiesen die älteren Formen eine spitzere Gestaltung des Rostrums und eine stärkere Ausbildung des Kopfkieles auf, wodurch das Auge weiter entfernt von der Kopfkontur zu liegen kam. Das relative Verhältnis von Kopfhöhe zu Schalenlänge war im Mai zur Zeit der höchsten Abundanz am ausgeprägtesten. Juni und Juli überwogen die jüngeren *galeata*-Formen, während die ungehelmte Altersvariation zurücktrat. Nach dem Herbste zu wurde die Ausbildung der Helme schwächer. Vom Oktober ab wurden nur noch rundköpfige Formen mit geringem Auge-Scheitelabstand angetroffen. Gleichzeitig stieg das relative Verhältnis von Kopfhöhe zu Schalenlänge der erwachsenen Individuen zu einem zweiten Maximum an. Wir haben somit hier eine zweigipfelige Variationskurve. Ob ihr Verlauf nach den Beobachtungen WOLTERECKS mit den Ernährungsverhältnissen im Zusammenhange steht, konnte ohne weiteres nicht festgestellt werden. Die Individuen des Mai wiesen von allen Saisonformen die bedeutendste Größe und den beträchtlichsten Schalenumfang auf.

Da mir aus allen Monaten des Jahres Material zur Verfügung stand, so habe ich in Fig. 15 verschiedene Saisonformen dargestellt. Die Unterschiede in den Größenverhältnissen während der einzelnen Monate geben die Messungen in Tab. VIII wieder. Sämtliche in den Fängen der betreffenden Monate enthaltenen erwachsenen Exemplare wurden nach Woltereck's Meßmethode behandelt.



Fig. 15.
Saisonformen der *Daphnia longispina* O. F. M. var. *longispina-galeata* (Mansfelder See). Vergr. 25. *a*, Mai: *b*, August: *c*, Oktober.

Diaphanosoma brachyurum Liév. Die typische monocyclische Sommerform beteiligte sich vom Juni bis Oktober an der Zusammensetzung des Planktons. Die Jahreskurve (Fig. 16) verläuft ziemlich gleichmäßig. Am 2. Juni trat diese Sidide zum ersten Male in größerer Zahl auf, erreichte in den Sommermonaten Juli und August ihre höchsten Werte

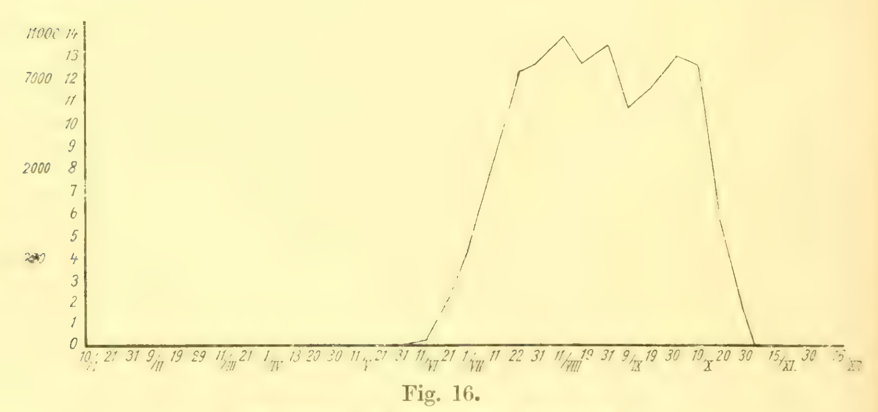


Fig. 16.
Jahrescyclus von *Diaphanosoma brachyurum* Liév.

(11./VIII. Mittelwert 1750), ein Nebenmaximum folgte Ende September (30./IX. mittl. Dichte 1450), worauf sie plötzlich aus dem Plankton verschwand. Ihr Auftreten fiel zusammen mit dem Erscheinen der Grünalge *Pleurococcus punctiformis*. In dem heißen Sommer und Herbst 1911 erreichte die Abundanzkurve von *Diaphanosoma* eine

Tabelle VIII.

Datum	1. II.	30. IV.	11. V.	21. V.	21. VI.	1. VII.	21. VII.	11. VIII.	21. VIII.	9. IX.	10. X.	20. X.	17. XI.	2. XII.
Kopfhöhe (μ)	250	325	363	300	263	225	188	231	263	275	275	294	250	250
Schalenlänge (μ)	700	812	775	713	613	613	650	588	600	588	638	681	663	700
Schalenstachel (μ)	388	475	538	438	350	388	375	365	350	375	400	413	413	412
Gesamtkörperlänge (μ)	1338	1632	1676	1451	1226	1226	1213	1184	1213	1238	1313	1388	1326	1362

Die auf die Schalenlänge 100 bezogene relative Kopfhöhe ergab:

Datum	1. II.	30. IV.	11. V.	21. V.	21. VI.	1. VII.	21. VII.	11. VIII.	21. VIII.	9. IX.	10. X.	20. X.	17. XI.	2. XII.
%	35	40	47	42	42,8	37	29	39,4	43,8	46,8	43,1	43.1	37,9	35,7

Variationsextreme des Jahres: 29 und 47.

größere Höhe, und war diese Art bedeutend längere Zeit (bis Ende November) in den Netzen nachweisbar. Ihr Entwicklungscyclus, der von der Temperatur abhängig ist, verlief ähnlich wie in den übrigen Seen. Zunächst waren nur Weibchen vorhanden, die sich parthenogenetisch fortpflanzten. Mitte September erschienen die Männchen, die bald die Weibchen an Zahl übertrafen. Zu gleicher Zeit waren letztere zur Wintereibildung übergegangen. Ende Oktober wurden nur noch Männchen gefangen. In der litoralen Zone traten erwachsene Exemplare von *Diaphanosoma* nie auf. Ebenso wird berichtet, daß diese Form in der Regel kleinere Gewässer meidet. Im Binder See, der dem Mansfelder See bei annähernd gleicher Tiefe an Ausdehnung bedeutend zurück-

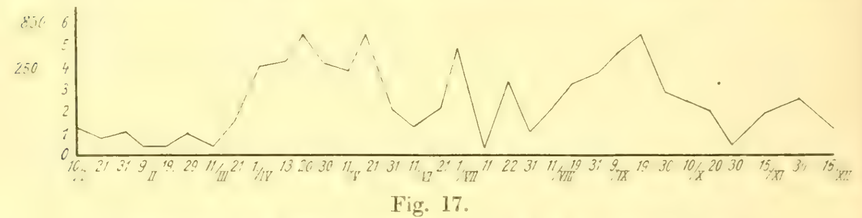


Fig. 17.
Vorkommen von *Chydorus sphaericus* O. F. M. in der pelagischen Zone.

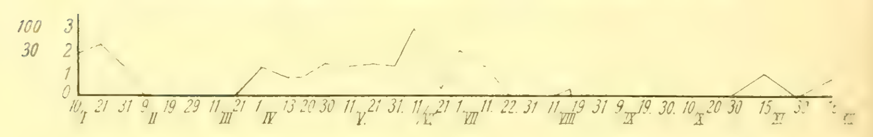


Fig. 18.
Vorkommen von *Leydigia Leydigii* Schödler in der pelagischen Zone.

steht, konnte ich sie sonderbarerweise nur in wenigen Exemplaren erbeuten. Da dieser Planktont ein ständiger Bewohner der kleinen Teiche der Umgebung von Leipzig ist, kann die Größe des Gewässers bei seiner Ansiedlung, bzw. Entwicklung in erster Linie keine ausschlaggebende Rolle spielen.

Zur Vollständigkeit der Cladocerenplanktonliste des Sees müssen noch zwei Arten aus der Familie der Chydoriden angeführt werden. Sie fanden sich das ganze Jahr über regelmäßig in geringen Mengen, teilweise auch nur in vereinzelten Exemplaren in der pelagischen Zone vor. *Chydorus sphaericus* O. F. M. war im Frühjahr und Herbst, *Leydigia Leydigii* Schödler in den wärmeren Monaten am häufigsten. Ein zahlreiches Auftreten im Plankton verriet jedesmal eine maximale Entwicklung im Litoral. Die Periodizitätskurven (Fig. 17 u. 18) zeigen einen unregelmäßigen Verlauf und nur geringe Maximalziffern. Diese Formen sind deshalb für die späteren Erörterungen über die Ernährungs-

frage nicht mit in Betracht gezogen worden. *Chydorus sphaericus* kann als semipelagischer, *Leydigia Leydigii* als erratischer Planktont des Mansfelder Sees aufgefaßt werden.

Höchst merkwürdig erschien schon ZACHARIAS die Abwesenheit von *Leptodora* Lilljeborg in diesem Wasserbecken. Die in ganz Norddeutschland sehr verbreitete Cladocere, die in allen größeren Nachbargewässern häufig vorkommt, fehlt hier vollständig. Der Salzgehalt des Seewassers bietet dafür allein keine ausreichende Erklärung dar, da CHUN zahlreiche Exemplare im Frischen und Kurischen Haff nachgewiesen hat. Als Ursache wird die Verschmutzung des Seewassers durch Detritus mit in Frage kommen, da von dieser Gattung im allgemeinen reines Wasser bevorzugt wird.

Copepoden.

Von den drei pelagischen Copepodenspezies im See sind das ganze Jahr über vertreten *Diaptomus salinus* und *Cyclops strenuus*, dazu ihre Jugendstadien, die Nauplien. *Cyclops* Leuckarti war nur Sommerplanktont. Die Hauptentfaltung beider Genera fiel in verschiedene Zeiträume.

Für den Mansfelder See ist in erster Linie das Vorkommen des *Diaptomus salinus* von DADAY charakteristisch. Er ist nach SCHMEIL und BRAUER-VAN DOUWE in Deutschland nur aus diesem Gewässer bekannt. Da dieser Copepode Bewohner der Salzseen von Algerien ist und in einigen, wahrscheinlich ebenfalls salzigen, außerdeutschen Binnengewässern vorkommt, so nahm man dieser Verbreitung zufolge lange Zeit an, daß Salzhaltigkeit des Wassers für ihn eine notwendige Existenzbedingung sei. Man hat ihn deshalb als typische Salzwasserform beschrieben. SARS bezeichnet ihn als »einen an das Salzwasser angepaßten *Diaptomus bacillifer* Koelbel«, dem er verwandtschaftlich sehr nahesteht. Erst in jüngster Zeit ist diese Art nach VAN DOUWE in Asien auch in vollkommen süßem Wasser gefunden worden, sie ist identisch mit dem von SOWINSKY aufgestellten *Diaptomus caucasicus*.

Eine genaue Beschreibung des *Diaptomus salinus* findet sich bei SCHMEIL[1], auf die ich hier verweisen möchte. Ihr will ich noch einige Bemerkungen hinzufügen. »Das drittletzte Segment der Vorderantenne beim Männchen ist in einen stilettartigen Fortsatz ausgezogen, der nach dem apikalen Ende zu nur wenig an Stärke abnimmt und das nachfolgende Glied an Länge übertrifft.« Ich habe nie beobachten können, daß dieser Fortsatz die Spitze des Endgliedes überragt, wohl

[1] SCHMEIL, O., Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden.

aber, daß seine Länge stark variiert (zwischen 61 und 79 μ beim erwachsenen Exemplar). Ebenso variiert beträchtlich der für diese Form charakteristische zweite Vorsprung der mittleren Partie des Exopoditen vom V. Beinpaar beim Männchen (Variationsextreme 1912 beobachtet 30 und 50 μ; s. auch Fig. 19) Der Eiballen enthielt im Vergleich zu den Cyclopsarten stets eine relativ geringe Anzahl von Eiern, deren Größe aber weit beträchtlicher ist. SCHMEIL gibt an, daß er oft nur ein bis zwei, niemals mehr als acht angetroffen hat und die Durchschnittszahl etwa vier betrug. Dagegen muß ich anführen, daß ich sehr häufig zur Zeit des Maximums im Juli zehn und noch mehr Eier zählen

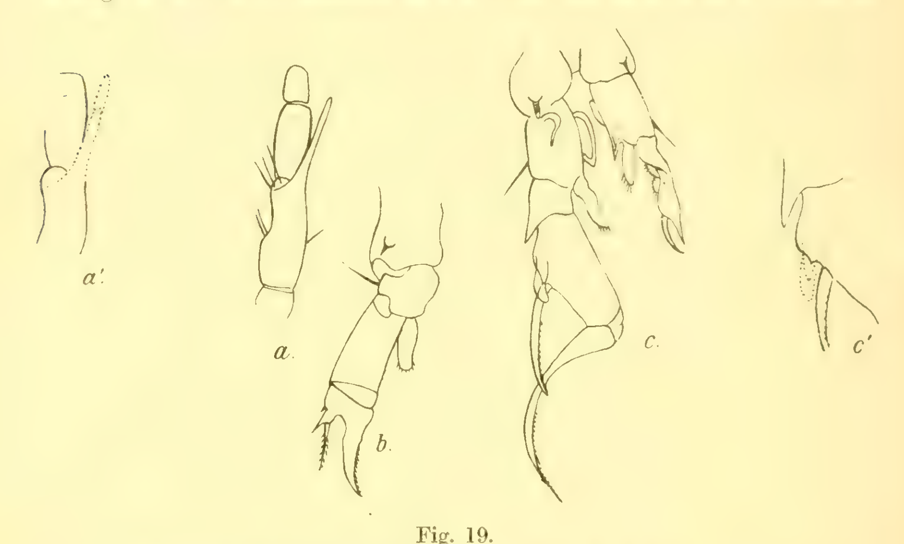


Fig. 19.

Diaptomus salinus Daday (zum Teil nach SCHMEIL). Vergr. *a'* u. *c'* 500. *a* und *a'*, Drittletztes Glied I A. ♂. *b*, V B. ♀. *c* und *c'* V B. ♂.

konnte, und Individuen mit ein bis zwei Eiern 1912 eine Seltenheit waren. Die größte Anzahl wies sechs bis acht auf.

Der Jahrescyclus dieses Centropagiden (Fig. 20) ist bis jetzt noch nicht bekannt gewesen. Es konnten beim Zählen ziemlich genaue Werte erhalten werden, weil er als einziger *Diaptomus* den See bevölkert. Die höchste Individuenmenge fand ich im Juli vor (22./VII. Mittelwert 1630). Was die speziellen Zahlen für die Geschlechter angeht, so waren erwachsene Männchen und Weibchen das ganze Jahr über vorhanden. Das Maximum der geschlechtsreifen Tiere fiel in die kälteren Monate. Im Januar und Februar, sowie Oktober bis Dezember überwogen die Männchen, im August und September war das Umgekehrte der Fall. Vom März bis Juli wurden in der Hauptsache jüngere,

noch nicht geschlechtsreife Exemplare nachgewiesen. Eiertragende Weibchen traten in allen Monaten auf, besonders zahlreich im Februar, Mai, Juli und Oktober/November (40—60% der gefangenen ♀ waren eiertragend). Eigentümlicherweise kam dieser *Diaptomus* in den be-



Fig. 20.

Jahrescyclus von *Diaptomus salinus* Daday.

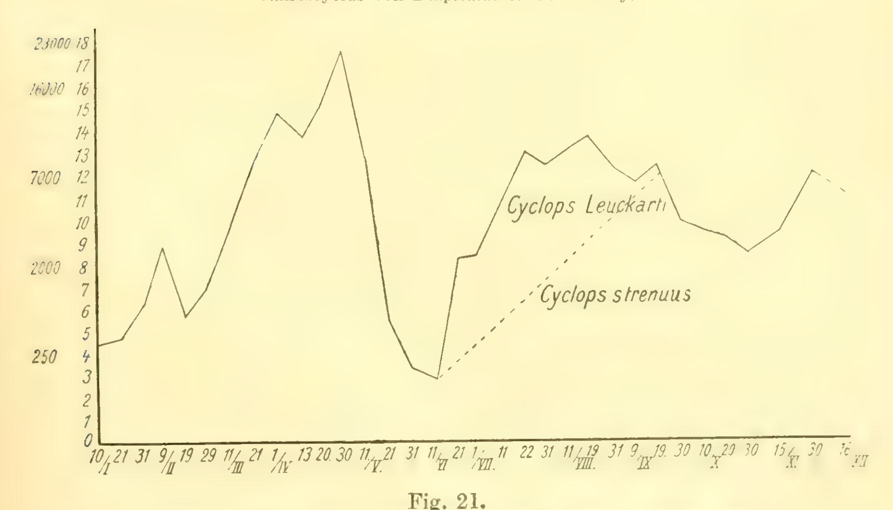


Fig. 21.

Jahrescyclus von *Cyclops strenuus* Fischer und *Cyclops Leuckarti* Claus.

nachbarten Tümpeln sowie im Kerrnersee nie, im Binder See nur ganz vereinzelt vor.

Cyclops strenuus Fischer (Fig. 21), welcher im Moritzburger Großteich von Mitte Mai bis Oktober im Plankton fehlt und ebenso speziell

in den Seen der Ebene größtenteils ein Wintermaximum aufweist, war das ganze Jahr über in reichen Mengen vertreten. Die Höhepunkte der Entwicklung verbunden mit Geschlechtsreife lagen im ersten Frühling (30./IV. mittl. Dichte 3650) und im späten Herbst (30./XI. mittl. Dichte 1250). Das Minimum an erwachsenen Exemplaren wurde im Juni und Anfang Januar beobachtet. Diese Art verhielt sich hier ähnlich wie im Hintersee: »Das erste Maximum lag im Mai, ein zweites im Oktober, dazwischen ein Minimum im Juli.« Als Ursache für den sommerlichen Rückgang nimmt SELIGO in diesem See »das dominierende

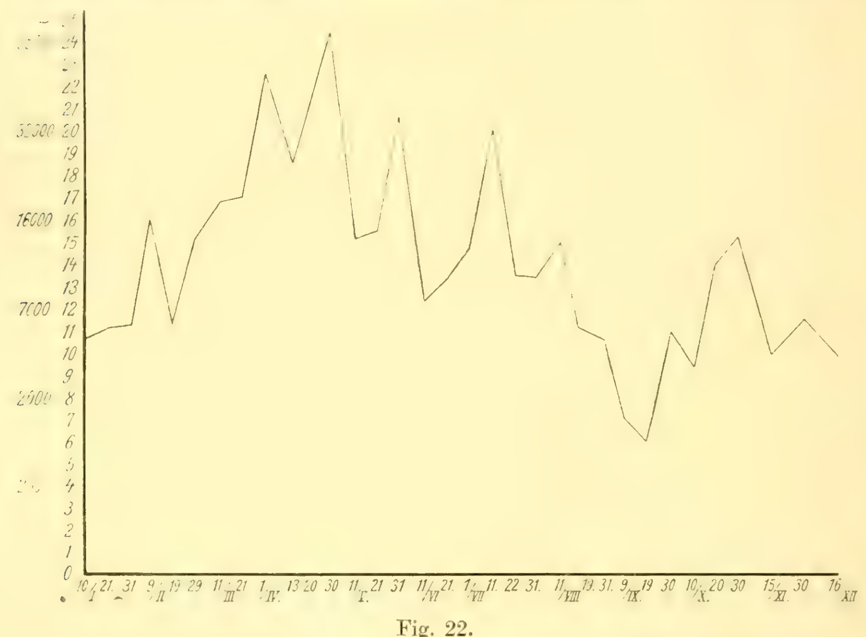


Fig. 22.

Jahreskurve der Nauplien.

Auftreten von *Ceratium* an, das den Krustern ungern als Nahrung dient«. In den Gewässern der Hochgebirge fällt die Hauptentwicklung von *Cyclops strenuus* übereinstimmend in den Sommer. Im Luganer See war er perennierend und hatte ein Maximum in der kalten Jahreszeit vom November—Februar und ein zweites in der wärmeren Juli—September. Männchen traf ich das ganze Jahr über an, doch war ihre Zahl stets geringer als die der Weibchen. Letztere überwogen besonders im Februar. Selbst zur Zeit stärkster Produktion waren nur verhältnismäßig wenig Weibchen mit Eiern vorhanden. Die beiden Eiersäckchen enthielten dafür meist 28—30 Eier. Die im Vergleich mit

andern Seen hier auffallend größeren Eierzahlen bei dieser Art sowie bei *Diaptomus* haben in der überaus reichlich vertretenen Zentrifugenplanktonnahrung ihren Grund.

Cyclops Leuckarti Claus beteiligte sich wie in den übrigen Gewässern während der Sommermonate an der Zusammensetzung des Planktons. Ich habe seine Individuenmenge gemeinsam mit *Cyclops strenuus* in der voranstehenden Fig. 21 dargestellt. Im Juli erschienen die ersten eiertragenden Weibchen, worauf sich bis Ende August eine stetige Zunahme geltend machte. Schon von Mitte September an waren geschlechtsreife Individuen nicht mehr nachweisbar. Es liegt bei diesem Kruster zweifellos eine Bevorzugung der wärmeren Jahreszeit vor. In der Uferzone erhielt ich für ihn bedeutend kleinere Werte.

Tabelle IX.

Periodizitätstabelle der Planktonten für den Mansfelder See.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Anuraea aculeata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anuraea cochlearis	—	—	—				—	—	—	—	—	—
Polyarthra platyptera	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—
Triarthra terminalis var. maior	—	—		—					—	—	—	—
Brachionus angularis var. bidens	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—
Brachionus pala			—	—	—							
Asplanchna priodonta	—						—	—	—	—	—	—
Asplanchna brightwelli				—	—	—						
Synchaeta pectinata									—	—	—	
Daphnia longispina var. longispina-galeata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diaphanosoma brachyurum						—	—	—	—	—		
Bosmina longirostris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diaptomus salinus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cyclops strenuus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cyclops Leuckarti							—	—	—			
Nauplien	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Für die Nauplien habe ich die gemeinsame Kurve (Fig. 22) aufgestellt. Diese Jugendstadien der Copepoden stellen einen ziemlichen Bestandteil der jährlichen Gesamtplanktonmasse des Sees dar. Die Kurve muß naturgemäß zahlreiche Schwankungen aufweisen. Ausgeprägte Maxima sind in allen Jahreszeiten vorhanden:

30. April	<	Naupl.	von	*D. sal.*	(Mittelw.	9200)
31. Mai	<	»	»	*C. stren.*	»	6200
11. Juli		»	»	*D. sal.* und		
				C. Leuck. (?)	»	5300
30. Oktober	<	»	»	*C. stren.*	»	2100.

3a. Zusammensetzung des Zentrifugenplanktons („Nannoplankton" Lohmann).

Die vorausgehenden Ausführungen haben ergeben, daß dieselben Planktonindividuen in den verschiedenen Gewässern teilweise ein ganz anderes jahreszeitliches Verhalten zeigen. Ihre Periodizität kann mithin nicht zeitlich feststehend durch Temperaturverhältnisse begründet angesehen werden, sondern sie ist für jedes Gewässer spezifisch. Es müssen lokale Faktoren vorhanden sein, die auf den periodischen Verlauf ihrer Jahrescyclen einwirken.

Bisher hat man die Einflüsse, die für diesen Wechsel in Seen in Frage kommen könnten, ausschließlich in der physikalischen Natur des Mediums gesucht und so auf die Erforschung der gleichzeitigen Nahrungsbedingungen keinen Wert gelegt. Das Studium der Ernährungsverhältnisse der Planktozoen, welches uns erst durch Einführung der Zentrifuge in die Planktonmethodik erschlossen wurde, erfuhr durch PÜTTERs Arbeit eine erneute Anregung. LOHMANN und WOLTERECK kennzeichneten deutlich das »Nannoplankton« = »Zentrifugenplankton« als Ernährungsfaktor. Durch Untersuchungen an einem kleinen Teiche bei Elbogen in Böhmen konnte BREHM die Wahrnehmung machen, daß eine höchst auffällige Abhängigkeit des Netzplanktons vom Zentrifugenplankton besteht. Seine Beobachtungen erfuhren durch DIEFFENBACH (1912) die erste genauere Bestätigung dadurch, daß er für Rotatorien eine Abhängigkeit der zeitlichen Verteilung vom Zentrifugenplankton in einem Teichgewässer nachwies.

Für den Mansfelder See habe ich die Beziehungen zwischen Nahrungsorganismen und Tierwelt ziemlich weitgehend berücksichtigt, um gegenseitige Abhängigkeit und Beeinflussung möglichst klar zum Ausdruck zu bringen. Das Zentrifugenplankton flacher Seen hat bisher noch keine quantitative Bearbeitung durch die Zählmethode erfahren. Da über

diese kleinsten und zartesten Protisten überhaupt erst wenige Mitteilungen vorliegen, so stößt man bei den Fängen beständig auf unbekannte Formen, die meistens Entwicklungsstadien höherer Algen darstellen.

Planktonliste.

Das Zentrifugenplankton des Mansfelder Sees setzt sich zusammen aus:

Flagellaten.

Cryptomonas erosa Ehrbg. † [1].
Bodo globosus Stein.
Schwärmsporen und unbestimmbare kleine, unregelmäßig auftretende Flagellaten †.

Cyanophyceen.

Entwicklungsstadien:
Microcystis aeruginosa (Henfr.) Lemm. †.
Microcystis aeruginosa (Henfr.) Lemm. var. *minor* nov. var. (Colditz) †.

Chlorophyceen.

Pleurococcus punctiformis nov. spec. (Colditz) †.
Scenedesmus quadricauda Bréb.
Pediastrum Boryanum (Turp.) Menegh.
Raphidium polymorphum Fresen.
Sphaerocystis Schroeteri Chod.
Oocystis pelagica Lemm.
Chlamydomonas media Klebs.

Bacillariaceen.

Cyclotella Meneghiniana Kütz †.
Cyclotella hyalina nov. spec. (Colditz) †.
Surirella ovalis Bréb.
Rhoicosphenia curvata Grun.
Navicula gracilis Kütz.

Conjugatae.

Staurastrum gracile Ralfs.

Hierzu kommen noch einige Formen, die zufällig im Zentrifugenplankton auftraten. Sie wurden ihrer geringen Individuendichte wegen nicht berücksichtigt, da sie für den Haushalt des Sees von keiner Bedeutung sind. Es handelte sich um größere Bacillariaceen vom Grunde, pelagische Amöben und einige Ciliaten (*Chilodon cucullus* Ehrbg.).

[1] Die mit Kreuz (†) versehenen Formen kommen als Hauptkomponenten der Nahrung in Betracht.

3b. Besprechungen der Arten mit Beobachtungen über ihren Nahrungswert und ihr zeitliches Auftreten.

Die Untersuchungen des Darm-, bzw. Mageninhaltes[1] der einzelnen Zooplanktonten, die an lebenden Objekten vorgenommen wurden, sowie des Filtrates in den reußenartigen Fortsätzen der Extremitäten der Cladoceren haben zu dem Ergebnis geführt, daß für die Nahrungsaufnahme die Größe der Nahrungsalgen von einer nicht zu unterschätzenden Bedeutung ist. Die meisten Planktozoen strudeln sich ihre Nahrung herbei und führen sie dann dem Darme zu. Infolge der gering entwickelten Zerkleinerungswerkzeuge können, wie WOLTERECK festgestellt hat, größere mit Gehäuse ausgestattete Formen den engen Ösophagus nicht passieren. Dasselbe habe ich beobachtet für Individuen, die mit größerer Gallerthülle umgeben sind. Die Jugendstadien von *Microcystis* im März und April konnten in ungeheuren Massen im Darminhalte nachgewiesen werden. Nachdem diese Alge zu größeren Kolonien ausgewachsen war und eine dichte Wasserblüte im See bildete, wurden nur selten einzelne ihrer Zellen vorgefunden. Es kann möglich sein, daß hier noch eine qualitative Zurücksetzung hinzukommt, indem die älteren Individuen der Cyanophyceen irgend einen Stoff in ihrem Innern enthalten, den die Planktonten verabscheuen. Untersuchungen liegen darüber nicht vor. Die Kolonien von *Botryococcus Braunii* Kütz kamen ihrer Größe wegen nur im Verdauungstractus von *Asplanchna* vor. DIEFFENBACH führt an: »Es ist höchstwahrscheinlich, daß bestimmte Planktozoen auf ganz bestimmte Nahrungsorganismen angewiesen sind, oder daß sie wenigstens einige Nahrungsorganismen andern vorziehen«. Es geht hieraus hervor, daß den Planktonten ein qualitatives Wahlvermögen zuerkannt wird. Nach meinen Befunden muß ich denselben eine solche Eigenschaft vollkommen absprechen. Es ist sicher, daß die verschiedenen Planktozoen

[1] Zur Feststellung des Darminhaltes, der sich nur bei *Diaphanosoma* und den Copepoden etwas schwieriger gestaltete, wurden die Planktonten einfach unter das Deckglas des Objektträgers gebracht und ein leichter Druck darauf ausgeübt. Sofort erfolgte eine stoßweise Entleerung des Darmkanals. Handelte es sich darum, die Objekte nicht zu verletzen, so wurde dasselbe bewirkt durch Hinzufügen eines Tropfen Formols. Der auf diese Art frei präparierte Inhalt konnte dann leicht einer Untersuchung unterzogen werden. Seine Quantität verhielt sich analog der Menge des im Seewasser enthaltenen Zentrifugenplanktons, d. h. in Zeiten, wo letzteres seine maximale Entfaltung hatte, war der Darm konstant prall gefüllt mit diesen Algen, während in den Perioden geringerer Entwicklung der Darmkanal ebenfalls nur geringen Inhalt aufwies.

auf Nahrungsorganismen von bestimmter Größe angewiesen sind, so daß der einen Individuengruppe ein Zentrifugenplanktont noch als Nahrung dienen kann, während seine Größe für eine andre bereits den Grenzwert erreicht hat und demnach nicht mehr in Betracht kommt. So fanden sich z. B. bei *Bosmina* in dem Darminhalte seltener Überreste von *Scenedesmus*, *Staurastrum*, *Sphaerocystis* und größeren Formen der *Cyclotella Meneghiniana* als bei *Daphnia* und *Diaphanosoma*. Die Rädertierarten waren auf die winzigsten Nahrungsorganismen angewiesen, nur *Asplanchna* machte davon eine Ausnahme. Eine Bevorzugung bestimmter Nähralgen jedoch war weder bei Rotatorien noch Cladoceren oder Copepoden der Fall.

Um den Wert der verschiedenen Nahrungskomponenten besser charakterisieren zu können und mir gleichzeitig das Zählen dieser winzigen Formen etwas zu erleichtern, habe ich dieselben hinsichtlich ihrer Größe und Beschaffenheit in bestimmte Gruppen I—V, Fig. 23—27, eingeteilt.

Unter die I. Kategorie zählte ich:

sämtliche Schwärmsporen und unregelmäßig auftretende Flagellaten, *Pleurococcus punctiformis* und die Jugendstadien von *Microcystis*; unter II: die größeren Grünalgen *Chlamydomonas media*, *Oocystis pelagica* und die Entwicklungszustände von *Sphaerocystis Schroeteri*, ferner den Flagellaten *Cryptomonas erosa*; unter III: die kleineren Bacillariaceen *Cyclotella Meneghiniana* und *Cyclotella hyalina*; unter IV: die größeren sperrigen Formen: *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Raphidium*, *Sphaerocystis*, *Staurastrum*, *Surirella*, *Rhoicosphenia*, *Navicula*;	chromophyllführende Formen
unter V: sämtliche chromophyllfreien und die mit degenerierten Chromatophoren versehenen unbestimmbaren Individuen, ferner *Bodo globosus* und *Bodo celer*.	chromophyllfreie Formen

Die Vertreter von I und II waren die Hauptnahrung für das Frühjahrs- und Sommerplankton, Gruppe III für das Herbst- und Winterplankton. Die Organismen unter V traten quantitativ Gruppe I—III gegenüber stark zurück. Sie erlangten nur in den tieferen Schichten und dicht über dem Grunde des Pelagials zur Zeit der Periode der Sommerstagnation des Wassers eine bedeutendere Mächtigkeit. Dagegen waren sie konstant in beträchtlichen Mengen in den durch

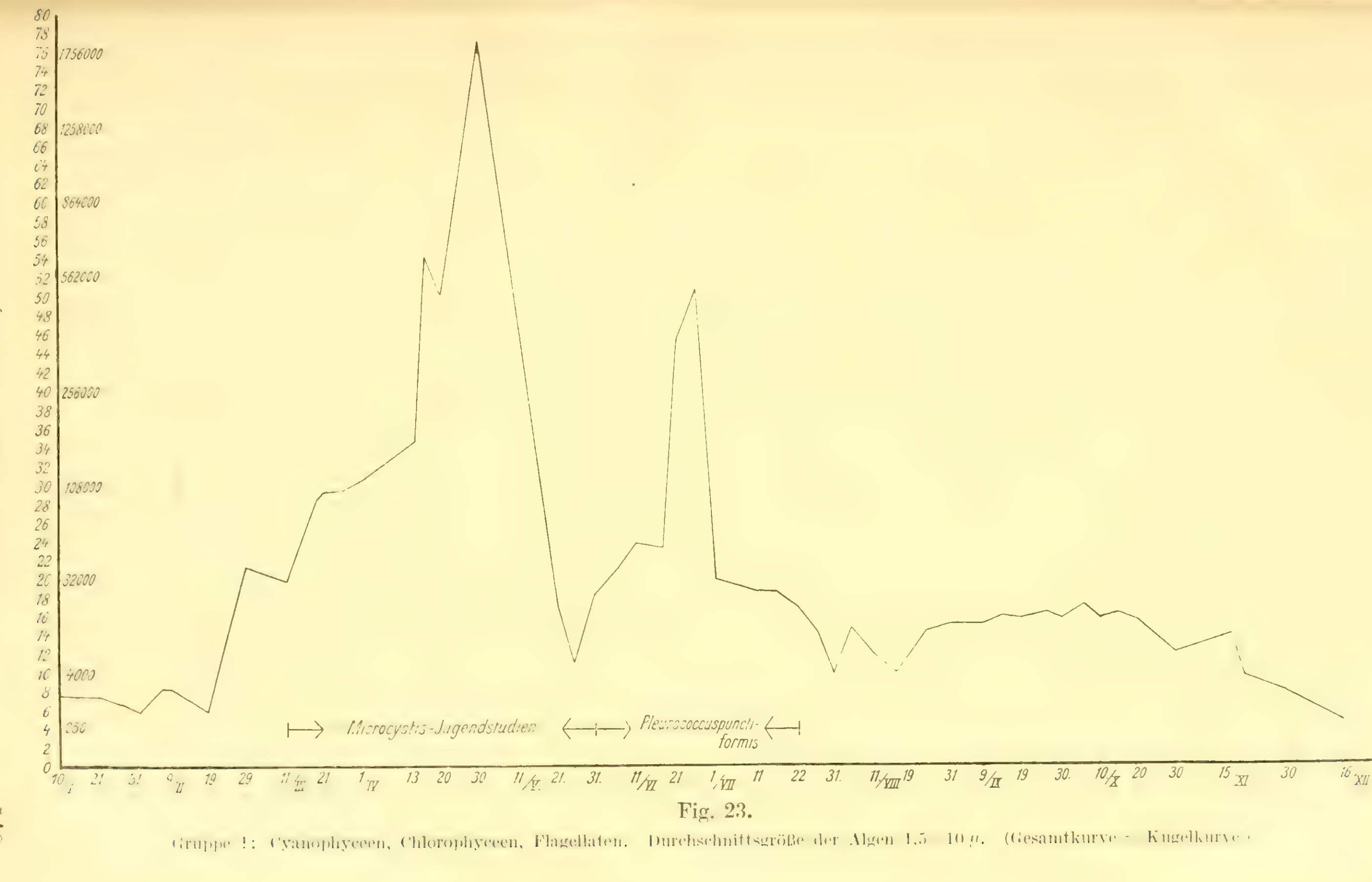


Fig. 23.

Gruppe 1: Cyanophyceen, Chlorophyceen, Flagellaten. Durchschnittsgröße der Algen 1,5—10 μ. (Gesamtkurve = Kugelkurve.)

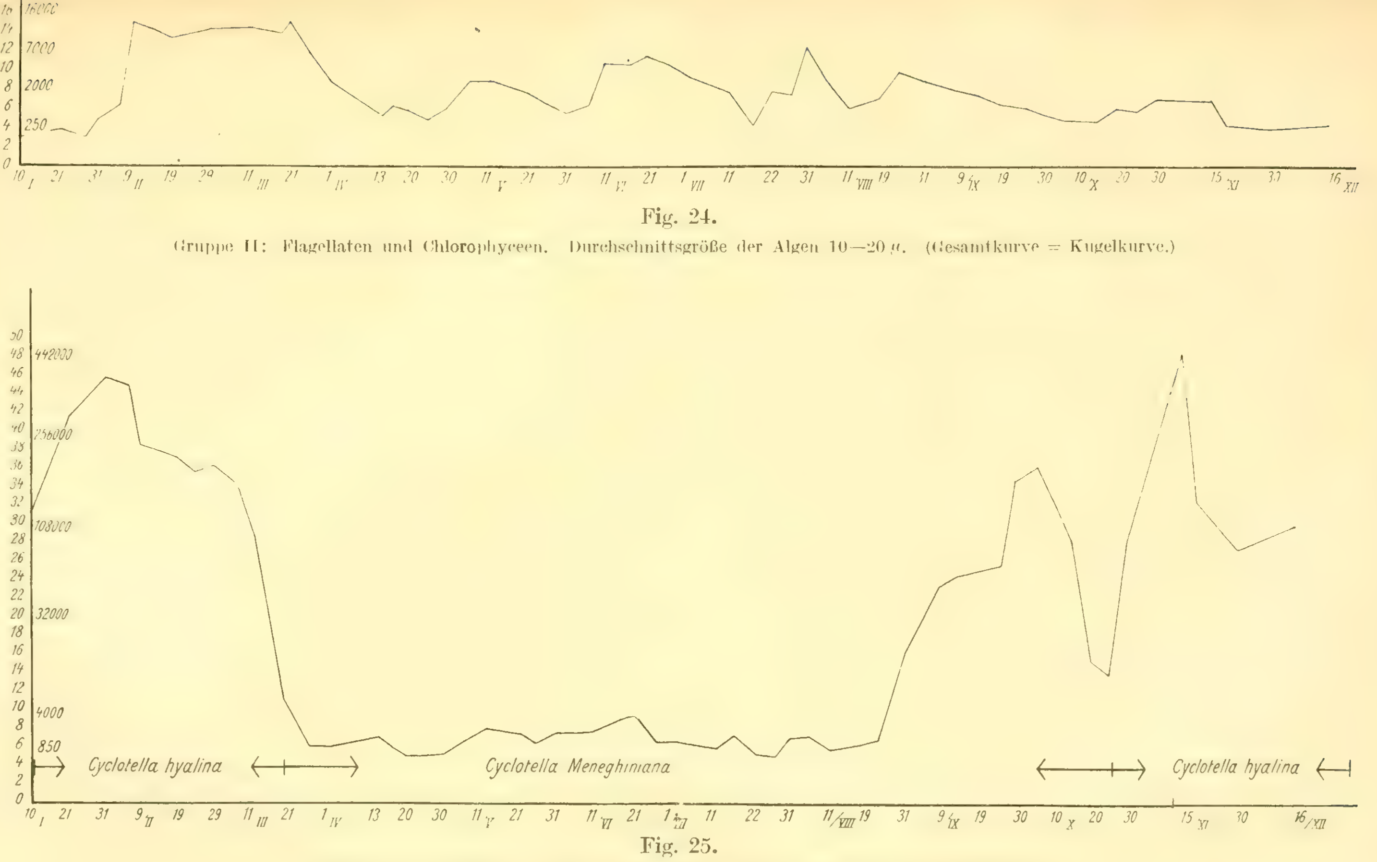


Fig. 24.

Gruppe II: Flagellaten und Chlorophyceen. Durchschnittsgröße der Algen 10—20 μ. (Gesamtkurve = Kugelkurve.)

Fig. 25.

Gruppe III: Cyclotellen. Durchschnittsgröße 7—21 μ. (Gesamtkurve = Kugelkurve.)

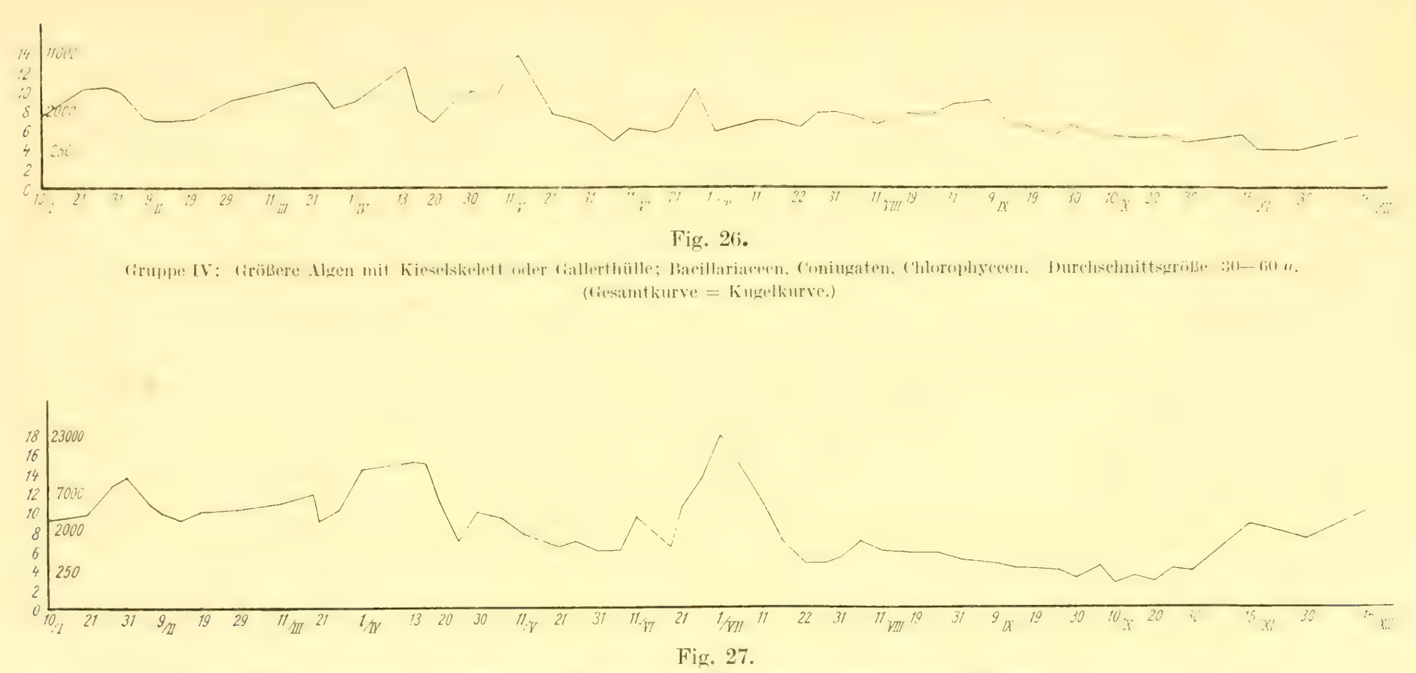


Fig. 26.

Gruppe IV: Größere Algen mit Kieselskelett oder Gallerthülle; Bacillariaceen, Coniugaten, Chlorophyceen. Durchschnittsgröße 30—60 μ. (Gesamtkurve = Kugelkurve.)

Fig. 27.

Gruppe V: Chromophyllfreie Schwärmsporen und Flagellaten. Durchschnittsgröße 4—20 μ. (Gesamtkurve = Kugelkurve.)

Abwässer verunreinigten Buchten anzutreffen. Die Angehörigen der Gruppe IV kamen ihrer Größe wegen in nur geringem Maße als Nahrungsquelle in Betracht. Sie waren immer in dem Zentrifugensediment enthalten, erreichten aber nie bedeutendere Werte.

Die Hauptkomponenten des Zentrifugenplanktons.

Die Nahrungsorganismen im See setzten sich wie das tierische Plankton aus einer Anzahl perennierender Formen und aus solchen zusammen, die nur zu einer gewissen Jahreszeit vorhanden waren. Ihre Massenentwicklung war beträchtlich. Die Jahreskurve des gesamten Zentrifugenplanktons (eingetragen in Fig. 29 bis 32) läßt deutlich ein quantitatives Ansteigen der Planktonentfaltung in den Frühjahrs- (April), und in den Herbstmonaten (Oktober und November) und außerdem ein Produktionsmaximum im Juni erkennen.

Microcystis aeruginosa und *Microcystis aeruginosa* var. *minor* nov. var.

Das Frühjahrsmaximum wurde veranlaßt durch die Entwicklungsstadien von *Microcystis aeruginosa* und einer neuen kleineren

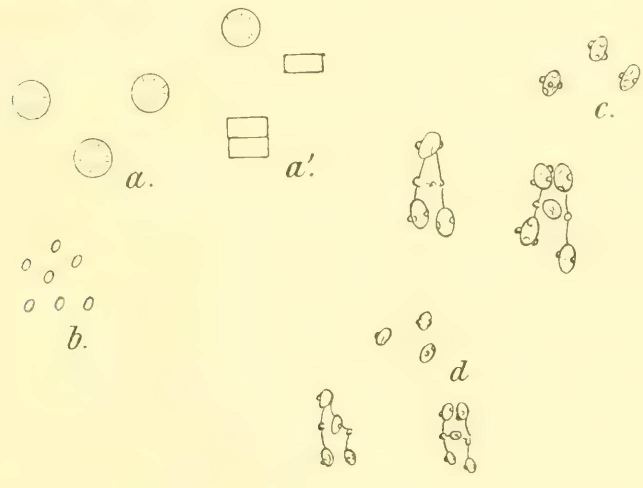


Fig. 28.

Zentrifugenplanktonformen. Vergr. 800. *a* und *a'* *Cyclotella hyalina* nov. spec. *a*, Schalenseite, *a'*, Gürtelseite. *b* *Pleurococcus punctiformis* nov. spec. *c* Entwicklungsstadien von *Microcystis aeruginosa* (Henfr.) Lemm. *d* Desgl. von *Microcystis aeruginosa* (Henfr.) Lemm. var. *minor* nov. var.

Varietät dieser Cyanophycee, die mir von Herrn Dr. Lemmermann als *Microcystis aeruginosa* var. *minor* nov. var. bestätigt wurde. Sie besitzt 2—3 μ große ovale Zellen von gelbgrüner Farbe, die in einem gallertigen Lager eingebettet sind und deutliche Pseudovakuolen auf-

weisen. Die Kolonien sind mehr oder weniger rund und netzförmig durchbrochen. Die Form trat im Plankton später auf als *Microcystis aeruginosa* und erreichte fast eine bedeutendere Entfaltung als diese. Über den Entwicklungsgang dieser Algen ist bisher nichts Näheres bekannt gewesen. Ende März traten im Seewasser zahlreiche Einzelzellen auf. Sie bildeten sich zu kleinen Kolonien von vier Individuen aus, die durch ein gallertiges Fadengerüst verbunden und mit Gasvakuolen ausgestattet waren (Fig. 28). Sie fanden sich in ungeheuren Mengen vor. Am 6. Mai konnten in 10 ccm Wasser aus 1 m Tiefe 1 517 000 Einzelzellen und 267 000 Kolonien gezählt werden (mittlere Individuendichte). Die Kolonien nahmen allmählich durch Vermehrung der Einzelzellen in der Gallerthülle an Größe zu. Infolgedessen ließen sie sich nicht mehr zentrifugieren und kamen für das Netzplankton als Nahrung außer Betracht. Anfang Juni waren die letzten Jugendstadien von *Microcystis* in den Zentrifugierproben enthalten. Die Nahrungskurve erreichte zu dieser Zeit ihren Tiefstand.

Diese Befunde widersprechen den bisherigen Annahmen, daß sich jene wasserblütebildenden Algen auf dem Grunde entwickeln und erst später aufsteigen. Es konnte ein derartiges Verhalten hier nie wahrgenommen werden, im Gegenteil haben meine Darlegungen erwiesen, daß sich ihre Entwicklung im freien Wasser vollzieht.

Pleurococcus punctiformis nov. spec.

Diese winzige Grünalge war nur kurze Zeit an der Zusammensetzung des Nannoplanktons beteiligt. Ich konnte sie mit der Zentrifuge im Juni und Juli nachweisen. Sie bewirkte mit *Microcystis aerug.* var. *minor* zusammen das Junimaximum der Nahrungskurve. 10 ccm Seewasser enthielten am 26./VI. 505 000 Individuen. Ich habe sie unter dem Namen »*Pleurococcus punctiformis*« nov. spec. in obigem Planktonverzeichnis angeführt, da eine Identifizierung dieser Alge mit bereits beschriebenen Formen nicht möglich war, und sie als ein Entwicklungszustand irgend einer höheren Chlorophycee nicht gedeutet werden kann. Sie trat in einzelnen Kügelchen von ziemlich konstanter Größe auf, $1\frac{1}{2}$—2 μ Durchmesser (Fig. 28). Die Membran war deutlich, der Farbton intensiv hellgrün. Die Zelle war von keiner Gallerthülle umgeben. Die Vermehrung erfolgte durch Zweiteilung. Eine Bildung von Aggregaten und kolonialen Vereinigungen erfolgte nicht. Die Alge gehört zu den »primitiv oder wahrscheinlicher sekundär vereinfachten, einzellig bleibenden, morphologisch gleichartigen« Formen der Familie der Pleurococcaceen.

Einfluß der Wasserblüte auf das Zentrifugenplankton.

Im Juli und August bei höchster sommerlicher Temperatur war die Minimumperiode des Zentrifugenplanktons. Die *Microcystis*-Kolonien bildeten zu dieser Zeit eine stattliche Wasserblüte. Es ist daher die Vermutung sehr naheliegend, das Zurücktreten jener Organismen mit der üppigen Entfaltung dieser Algen in Beziehung zu bringen, denn es liegen von andern Seen (Dobersdorfer See) Beobachtungen vor, daß durch das massenhafte Auftreten der Planktonschizophyceen für die übrigen pelagischen Formen ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wurden, die das Optimum ihrer Entfaltung herabsetzten oder ein gänzliches Fehlen veranlaßten. Es gilt dies wahrscheinlich hauptsächlich für Organismen, die reines Wasser bevorzugen. Am 9. September hatte die Wasserblüte ihren Höhepunkt erreicht. Sie bedeckte an völlig windstillen Tagen die Seeoberfläche mit einem dichten spangrünen Schleier, war aber trotzdem über alle Tiefenschichten verteilt.

Tabelle X.

Vertikalverteilung der *Microcystis*-Kolonien.
18. VIII./19. VIII. 1912. (In 20 Liter).

	2—3h mittags	8—9h abends	12—1h nachts	7—8h morgens
0 m	1,6 ccm	2,3 ccm	4,0 ccm	6,2 ccm
1/2 »	1,9 »	2,6 »	3,4 »	4,0 »
1 »	3,6 »	2,5 »	2,8 »	2,3 »
3 »	3,8 »	2,6 »	1,9 »	1,7 »
5 »	1,9 »	1,3 »	1,8 »	1,6 »
7 »	1,9 »	1,7 »	1,6 »	1,3 »
Ufer (Oberfläche)	1,5 »	2,3 »	2,8 »	3,9 »
	See leicht bewegt	See windstill		

Mit dem Eintreten der Herbstcirculation des Wassers (Mitte September) begann ein plötzliches Absinken der Kolonien, und die erneute Zunahme der Kleinalgen setzte ein.

Cyclotella Meneghiniana und *Cyclotella hyalina* nov. spec.

Das pflanzliche Herbst- und Winterplankton des Sees trug fast ausschließlich Cyclotellencharakter. Die übrigen Arten traten bedeutend zurück.

Cyclotella Meneghiniana wurde in geringer Zahl das ganze Jahr über gefunden. Anfang Oktober erlangte sie eine ungeahnte Vegetations-

höhe bei einer Wassertemperatur von 9° C., worauf sie rasch wieder an Zahl zurückging (6./X. in 10 ccm Seewasser 191 000 Individuen). Auxosporen- und Koloniebildung wurde nie beobachtet. Die Periodizität dieser Bacillariacee scheint in ihrem Entwicklungsgange begründet zu sein, da sich diese Art in den übrigen Seen in bezug auf ihr zeitliches Vorkommen in derselben Weise verhält.

Cyclotella hyalina nov. spec. bildete von Ende Oktober bis Ende Februar in reichlichen Mengen die Nahrung für das Winterplankton. Nach Mitteilungen von Herrn Dr. Lemmermann handelt es sich bei dieser Form um eine bisher nicht beobachtete Abart. Sie weicht in ihrer Morphologie derart von allen andern Cyclotellenarten ab, daß er es für gerechtfertigt hält, wenn sie als neue Spezies »*Cyclotella hyalina*« beschrieben wird. Ihre Hauptunterscheidungsmerkmale sind die geringe Größe (Längendurchmesser 7 μ), die große Zartheit der Schalen und die äußerst schwachen Randstreifen, die nur mit Immersion zu erkennen sind, sowie die rechteckige Pleuraansicht (Fig. 28). Die Periodizität dieser Diatomee war insofern geregelt, als sie frühestens im September erschien, vom November bis Dezember den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichte (15./XII. 1911 in 10 ccm 397 000)
(13./XI. 1912 in 10 ccm 457 000) und spätestens zur Zeit der Frühjahrscirculation des Wassers in dem Zentrifugenrückstand nicht mehr enthalten war.

Cryptomonas erosa.

Dieser Flagellat repräsentiert den besten Nahrungskomponenten des Sees. Er war perennierend, erreichte ebenfalls hohe Werte, doch nie so bedeutende Zahlen wie die vorher erwähnten Planktonten (Maximum 21./III., mittl. Dichte in 10 ccm 8400).

Die Grünalge *Oocystis pelagica* und die chromatophorenfreien Flagellaten *Bodo celer* und *Bodo globosus* ließen sich ab und zu nachweisen, *Chlamydomonas media* fehlte im Februar in keinem Fange. Die stärkste Entwicklung bei diesen Arten betrug:

		mittl. Dichte in 10 ccm
Oocystis pelagica	11./VIII. 12.	850
Bodo celer	11./VIII. 12.	430
Bodo globosus	11./VI. 12.	380
Chlamydomonas media	29./II. 13.	250

Eine konstant wichtige Nahrungsquelle stellten die Schwärmsporen der Algen dar, die in zahlreichen Exemplaren in allen Monaten vor-

handen waren und im März mit *Cryptomonas erosa* den Hauptanteil des Pflanzenplanktons bildeten.

Auf die übrigen Zentrifugenalgen kann hier nicht näher eingegangen werden, da sie quantitativ den übrigen Formen gegenüber stark zurücktraten und infolgedessen von keinem besondern Einfluß auf die Entwicklung des tierischen Planktons waren.

Was die Zusammensetzung des Zentrifugenplanktons im allgemeinen anbetrifft, so liegt hier eine Einwirkung des Salzgehaltes klar zutage. Die geringen Arten und die immensen Individuenzahlen sind auf ihn zurückzuführen.

Auffallend ist das Fehlen der für alle norddeutschen Seen typischen pelagischen Dinobryen, Peridineen, Ceratien und der Diatomeengattungen *Melosira, Asterionella, Tabellaria, Fragilaria.* Diese Formen gehören ebenfalls dem Zentrifugenplankton zu, treten aber als Nahrung bedeutend zurück. Da ihre Verschleppungsmöglichkeit sehr groß ist, müssen in diesem Gewässer die biologischen Bedingungen für sie fehlen. Der Salzgehalt und auch die starke Verschmutzung des Sees durch Detritus wird dafür in erster Linie in Frage kommen. Daß diese Spezies zum Teil reineres Wasser benötigen, beweist das zahlreiche Vorkommen von *Peridinium cinctum* im Bindersee.

Botryococcus Braunii kam mit *Microcystis* vergesellschaftet in den Frühjahrs- und Herbstmonaten vor.

Die Protozoen spielten mit Ausnahme der Flagellaten in der Planktonregion eine untergeordnete Rolle. Die Ciliaten und Rhizopoden traten hier fast ganz zurück. Es gelangte als einziges Planktoninfusor *Codonella lacustris* Entz im Oktober zu stärkerer Entfaltung.

Ebenso konnte ich im Zentrifugenrückstand der pelagischen Zone niemals Bakterienkolonien (*Zoogloea*) beobachten, wohl aber an den detritusreichen Uferstellen in der Nähe des Einflusses der Drainwässer der Bösen Sieben. Diese Lokalität zeichnete sich ständig durch Armut an Zooplankton aus. Nur *Anuraea cochlearis* konnte hier zuweilen angetroffen werden. Meiner Meinung nach sind die Schizomyceten selbst als eine nur gering ergiebige Nahrungsquelle für das Zooplankton ohne Bedeutung.

B. Beziehungen zwischen Zentrifugen- und Netzplankton.

1. Einfluß des Zentrifugenplanktons auf die Quantität und Periodizität des Netzplanktons.

In den folgenden Abschnitten soll die Abhängigkeit des Netzplanktons von dem jeweilig vorhandenen Nahrungsquantum einer Kritik

Tabelle XI.

Tabellarische Übersicht des periodischen Auftretens der Zentrifugenplanktonten des Mansfelder Sees.

Zeichenerklärung: ·· wenig häufig. — häufig. = sehr häufig. A. = Anfang, M. = Mitte, E. = Ende des betr. Monats.

	Januar			Februar			März			April			Mai			Juni			Juli			August			September			Oktober			November			Dezember		
	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.	A.	M.	E.
Flagellaten.																																				
Cryptomonas erosa	··	··	··	··	—	—	—	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··
Bodo globosus	··			··		··				—	—		··	··	··	—		··														··	··	··		
Bodo celer										··	··	··				··	··	—	—	·	··	—													··	
Schwärmsporen	··	··	··	··	··	··	··	—	—	—	—	—	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	—	—	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··
Cyanophyceen.																																				
Jugendstadien von Microcystis aeruginosa								··	—	=	=	=	—	··																						
Jugendstadien von Microcystis aeruginosa var. minor										—	=	=	=	—	··																					
Chlorophyceen.																																				
Pleurococcus punctiformis																—	=	—	··	··																
Scenedesmus quadricauda	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··
Pediastrum Boryanum		··		··		··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··		··		··		··		··
Raphidium polymorphum												··	—	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··								
Sphaerocystis Schroeteri										··	··	··	··	··	··	—	—	—	—	—	··	··	··	··	··	··	··									
Oocystis pelagica										··		··		··	··	—	··	··	—	··	··	—			··											
Chlamydomonas media	··	··	··	··	··	··	··	··	··			··									··	··		··	··	··	··	··	··	··			··			
Bacillariaceen.																																				
Cyclotella Meneghiniana						··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	—	—	=	—	··	··	··	··			
Cyclotella hyalina	=	=	=	—	=	=	—	··	··																		··	··	··	—	=	=	=	=	=	=
Surirella ovalis								··	··		··		··	··	··				··						··	··	··	··								
Rhoicosphenia curvata	··						··	··					··	··	··							··	··					··			··	··	··			
Navicula gracilis								··	··	··	··								··			··		··	··	··	··	··	··							
Coniugaten.																																				
Staurastrum gracile							··			··	··					··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··	··		··			··			

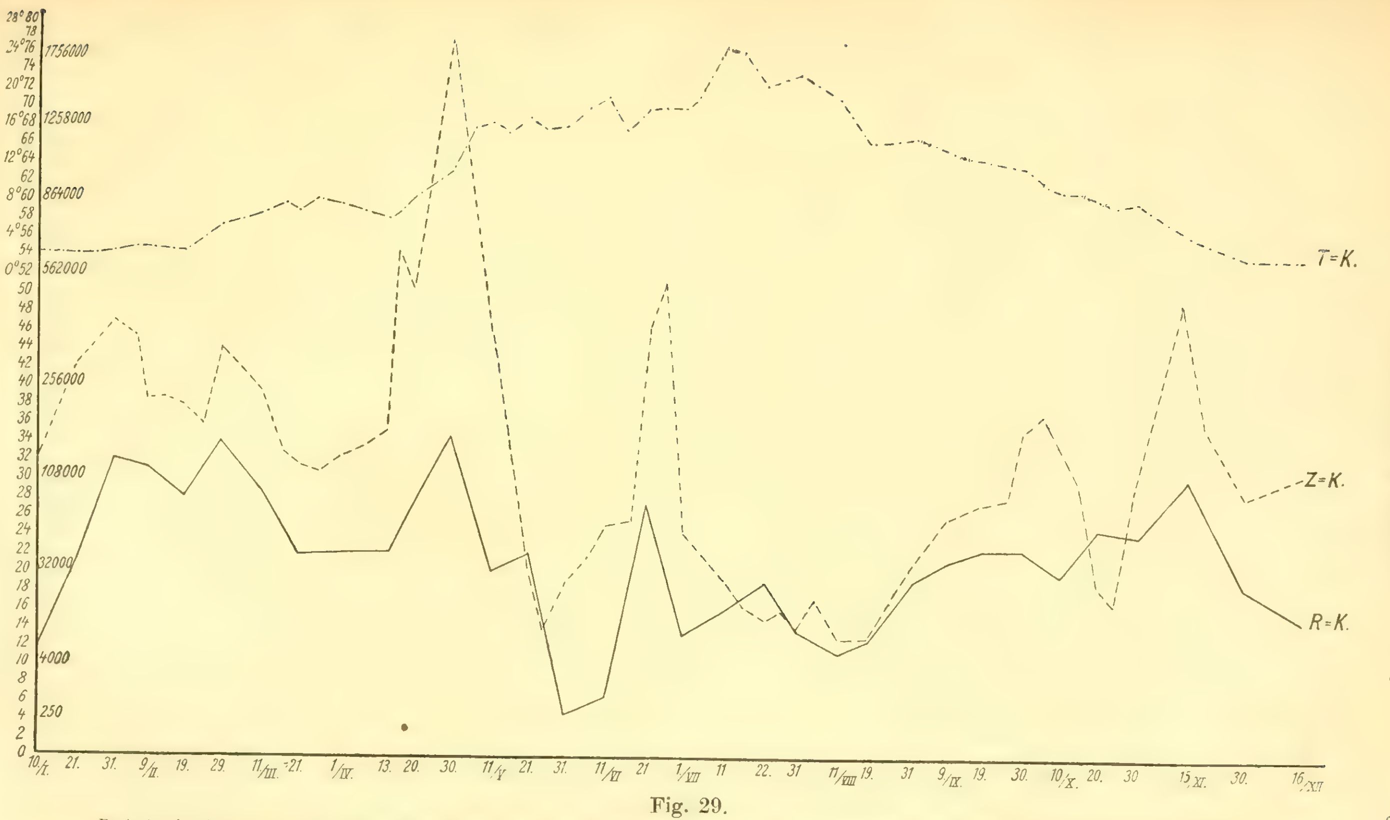


Fig. 29.

Rotatorienkurve. *R-K*, Rotatorienkurve, *Z-K*, Zentrifugenplanktonkurve (Kugelkurven): *T-K*. Temperaturkurve (Linearkurve).

unterzogen werden. Für das Plankton kommen in unseren Süßwässern in der Hauptsache die Formengruppen der Rotatorien, der Cladoceren und der Copepoden in Betracht. Im Interesse der Übersichtlichkeit sollen diese getrennt und ihre Arten gemeinsam abgehandelt werden. In Fig. 29—31 sind ihre Gesamtzahlen in Lohmannschen Kugelkurven dargestellt und dazu die Mittelwerte für das Zentrifugenplankton, sowie die Oberflächentemperatur eingetragen worden.

Die drei Tiergruppen weisen, ihrer Entwicklungsdauer entsprechend, verschieden große Schwankungen der Individuenmenge auf, welche am deutlichsten im Frühjahr und auch im Herbst ausgeprägt sind. Im Winter (Dezember bis Mitte Januar) und Sommer (Juni) sind ausgesprochene Minimaperioden vorhanden, von denen letztere besonders erwähnt werden muß. Unmittelbar auf das Frühlingsmaximum im Mai zeigen plötzlich Anfang Juni (11./VI.) sämtliche drei Kurven sehr niedrige Werte. Dieser Zustand dauert nur kurze Zeit an, worauf sofort wieder eine lebhafte Vermehrung anhebt. Aufschluß über dieses Verhalten gibt das Zentrifugenplankton. Das Sommerminimum ist die Folge einer vorangegangenen Erschöpfung an Nahrung, die durch die Entwicklung des Zooplanktons herbeigeführt worden war. Es ist interessant, daß sowohl die Rotatorien wie Cladoceren, als auch die Copepoden davon beeinflußt werden, freilich in quantitativ verschiedener Weise.

Verfolgen wir zunächst die Rotatorien und Z-Kurve[1] (Fig. 29). Beide verlaufen fast parallel. Eine Zunahme des Z-Planktons veranlaßt direkt eine Entfaltung, seine Abnahme ein Zurückgehen der Rädertiere. Geringe Abweichungen hiervon im Juli und Oktober sind auf den Einfluß der beiden andern Tiergruppen und auf die Qualität der dargebotenen Nahrungsalgen zurückzuführen.

Eine ebensolche Abhängigkeit wurde für die Clacoderen bestätigt (Fig. 30). Sie äußerte sich in der Weise, daß die Maxima des Z-Planktons immer denjenigen der Cladocerenkurve vorangehen (Zeitintervall etwa 14 Tage), wodurch bedingt wird, daß teilweise Maximum und Minimum der beiden Kurven zusammenfallen. Der hohe Stand der Cladocerenkurve im August, der in keinem wirklichen Verhältnis zu der geringen Individuendichte der Nähralgen in dieser Zeit steht und der Abfall jener Kurve von Mitte September bis Dezember trotz reichhaltiger Cyclotellennahrung ist auf die Anwesenheit von Diaphanosoma zurückzuführen.

[1] Das Zentrifugenplankton soll der Einfachheit halber mit Z-Plankton im folgenden bezeichnet werden.

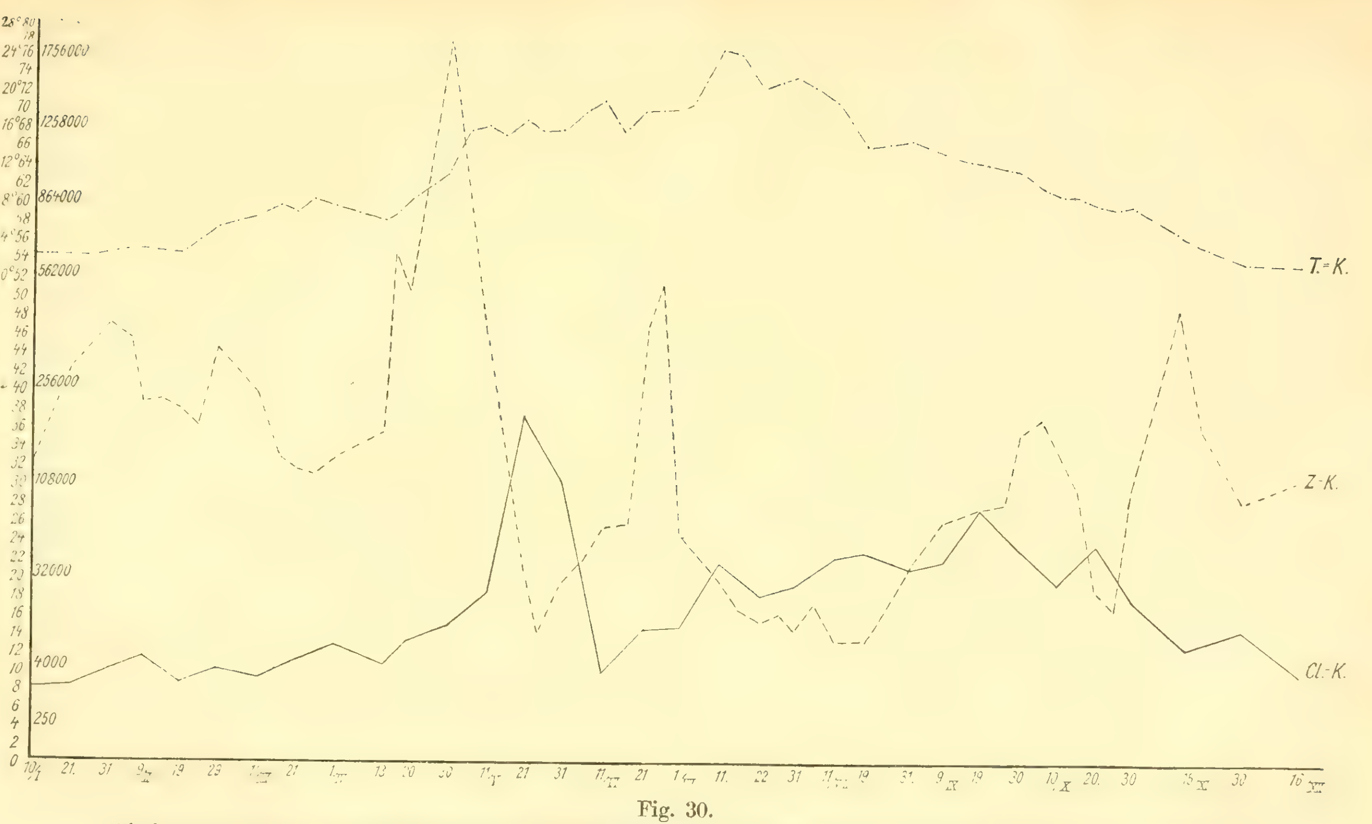


Fig. 30.

C l a d o c e r e n k u r v e. *Cl-K*, Cladocerenkurve, *Z-K*, Zentrifugenplanktonkurve (Kugelkurven); *T-K*, Temperaturkurve (Linearkurve).

Nach diesen Ergebnissen muß es in Übereinstimmung mit DIEFFENBACHS Befunden für Rotatorien als auch für Cladoceren »als ausgeschlossen gelten, daß sich diese Planktozoen im Sinne der PÜTTERschen Lehre von gelösten organischen Substanzen ernähren «, sondern lediglich geformte Nahrung aufnehmen. Hierdurch sind weiter KNÖRRICHS Behauptungen widerlegt.

Schwieriger läßt sich eine Beziehung zwischen den Copepoden und dem Z-Plankton herauslesen (Fig. 31). Es ist das einerseits in den geringen Schwankungen der Individuenmengen, anderseits in der immerhin langsamen Entwicklung dieser Formen begründet. Trotzdem kann man auch hier, wie bereits DAKIN[1] vermutete, eine Abhängigkeit der Konsumenten von den Nahrungsproduzenten konstatieren, nur kommen diese Verhältnisse weniger scharf zum Ausdruck. Dies ist durchaus verständlich, wenn man bedenkt, daß die Entwicklung eines Copepoden längere Zeit in Anspruch nimmt.

Wie ist nun das Steigen und Zurückgehen der Individuenzahlen dieser Kurve zu erklären? Ich habe die erwachsenen Tiere mit den Jugendstadien hier zusammen graphisch dargestellt. Ein Blick auf die getrennt eingezeichnete Nauplienkurve ergibt, daß die Schwankungen der Gesamtcopepodenkurve zu einem großen Teile durch die Anzahl der Nauplien verursacht werden. Weiterhin muß aus dem Frühlingsmaximum geschlossen werden, daß in Perioden größerer Z-Planktonmengen die Entwicklung dieser Kruster gefördert wird. Es ist daher als wahrscheinlich anzunehmen, daß sich dieselben nicht, wie DIEFFENBACH glaubt, nur von Detritus ernähren, sondern daß die Periodizität der pelagischen Formen dieser Tiergruppe direkt vom Z-Plankton abhängig ist, insofern als seine Quantität die Zahl der Nauplien mit bedingt. Dies gibt sich umso deutlicher zu erkennen, je größer die Anzahl der gleichzeitig vorhandenen Männchen und Weibchen ist. Daß Copepoden auch Detritus, vor allem die im Wasser suspendierten, zahlreichen tierischen Exkremente aufsuchen, habe ich selbst beobachten können. Letztere haben jedoch nie einen Einfluß auf die Geschlechtsperioden erkennen lassen, woraus der Schluß zu ziehen ist, daß für pelagische Copepoden Detritus als Nah-

[1] "... A certain relation seems to exist between the times of maxima of the Copepoda in the sea, and those of the phytoplankton. It may be that these directly affect one another or both may be conditioned by other causes at present unknown." Intern. Rev. Bd. I., 1908. DAKIN, Notes on the Alimentary Canal and Food of the Copepoda.

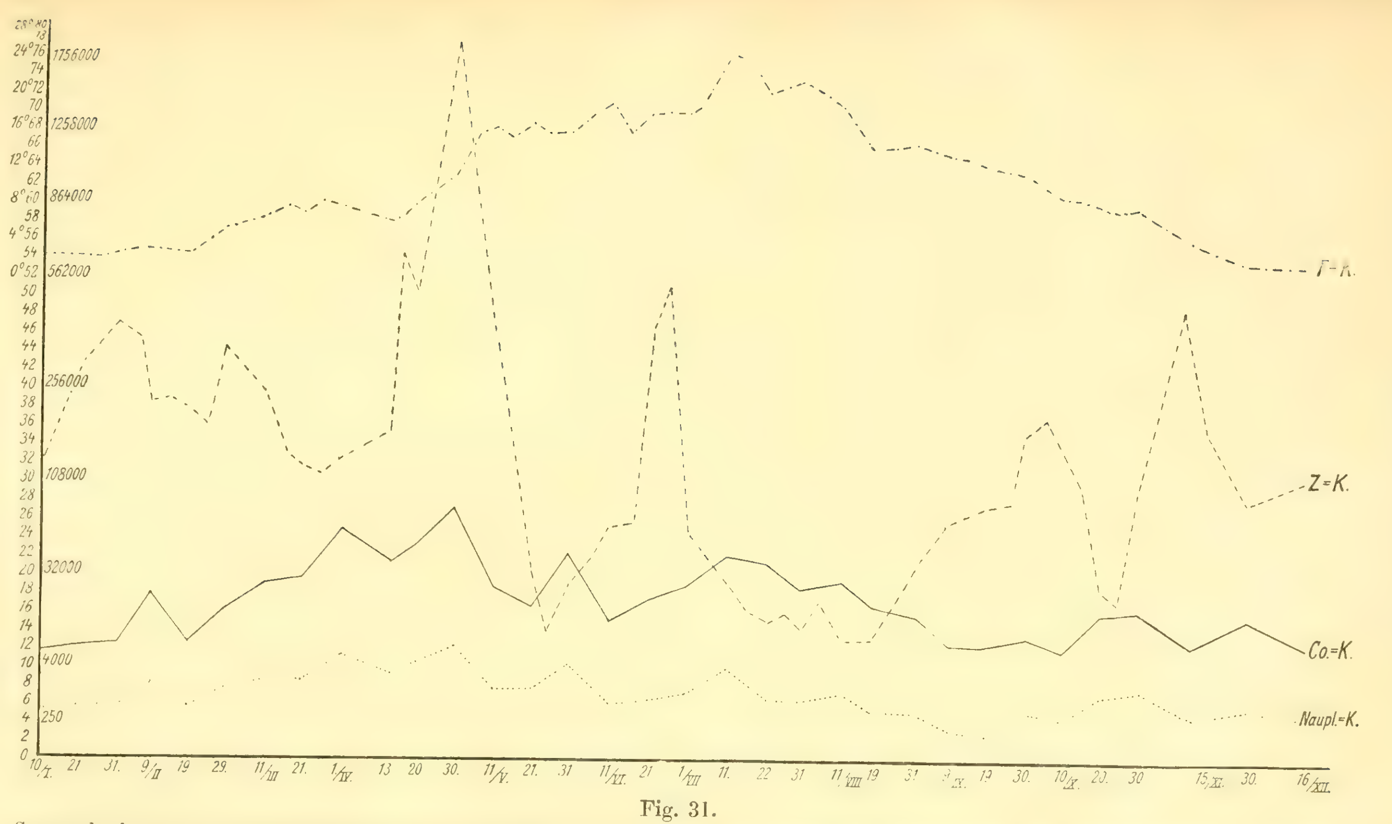


Fig. 31.

Copepodenkurve. *Co-K*, Copepodenkurve, *Naupl.-K*, Nauplienkurve, *Z-K*. Zentrifugenplanktonkurve (Kugelkurven): *T-K*, Temperaturkurve (Linearkurve).

rung erst in zweiter Linie von Bedeutung ist. Der PÜTTERsche Ernährungsmodus ist auch bei dieser Tiergruppe auszuschalten. Ihr Sommerminimum fällt mit dem Tiefstand der Zentrifugen-Rotatorien- und Cladocerenkurve bei gleichzeitig hoher Entfaltung der *Microcystis*-Wasserblüte zusammen. Es wäre diese Erscheinung höchst merkwürdig, wenn die zu dieser Zeit im See besonders reichen Abfallstoffe den Copepoden in gleichem Maße als Nahrung dienen würden.

Hierzu möchte ich als eine weitere Tatsache die Fettkörperbildungen der erwachsenen *Cyclops* und *Diaptomus* unterhalb des Darmes und in der Gegend der Mundöffnung anführen. Dieses Fettkörpergewebe war im April, Juni und Oktober bis November, als die größten Z-Planktonmengen im See vorhanden waren, ausgebildet und zeigte intensive Karotinfärbung. WAGLER hat in Kulturen an *Daphnia longispina* nachgewiesen, daß diese Erscheinungen offensichtlich Anzeichen einer guten Ernährung sind. Bei *Daphnia, Bosmina* und *Diaphanosoma* des Sees dokumentierte sich letztere nur in einem Auftreten zahlreicher Fetttröpfchen.

Wenn von einigen Forschern die omnivore Lebensweise der Copepoden damit begründet wird, daß das Plankton mancher Seen diese Kruster enthalten hätte, während die ihnen als Nahrung dienenden Algen fehlten, so ist dieser Umstand lediglich auf die Unzulänglichkeit der früheren Planktonmethoden zurückzuführen. AMBERG hat sich durch Beobachtungen am Katzensee ebenfalls in dieser Weise für die Copepoden entschieden: »durch die Möglichkeit der Copepoden, auch unter dem Eise üppig zu gedeihen und sich sogar zu vermehren«. Meine Untersuchungen haben erwiesen, welche Mengen an Nähralgen, auch entgegen RUTTNERS[1] Meinung, im Winter in einem Gewässer vorhanden sein können.

Betrachten wir jetzt vergleichsweise Rotatorien-, Cladoceren- und Copepodenkurve gemeinsam in ihren Beziehungen zum Nannoplankton, so ergibt sich die wichtige Tatsache, daß unter den Nahrungskonsumenten eine beträchtliche Konkurrenz vorliegt. Es wurde bereits erwähnt, daß die Maxima der verschiedenen Arten nicht zusammenfallen, sondern zeitlich differieren. »Der schwächere Organismus muß dem stärkeren in dem Kampfe um die Nahrung unterliegen, da er ein Anwachsen des Nahrungskonkur-

[1] ». . . Das Phytoplankton, das ja ohnehin im Winter und insbesondere unter schneebedeckter Eisfläche stark zurücktritt, blieb unberücksichtigt . . .« Int. Rev. Bd. II. 1909. RUTTNER, Über tägliche Tiefenwanderungen von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte.

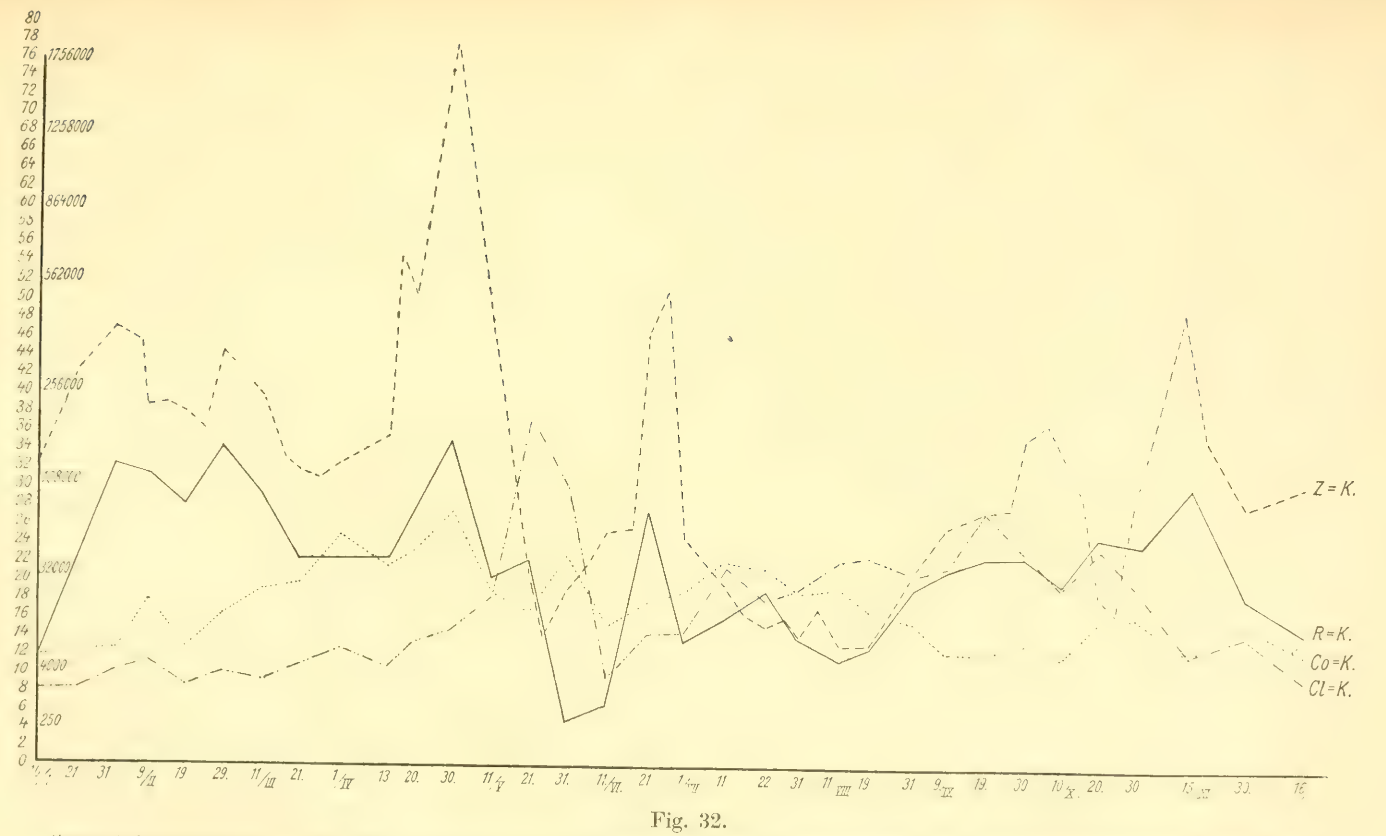


Fig. 32.

Gesamtplanktonkurven. *R-K*, Rotatorienkurve, *Cl-K*, Cladocerenkurve, *Co-K*, Copepodenkurve, *Z-K*, Zentrifugenplanktonkurve (Kugelkurven).

renten nicht verhindern kann.« Hierbei spielt die raschere oder langsamere Entwicklungsdauer der einzelnen Formen eine bedeutende Rolle. Am offensichtlichsten macht sich die Unterdrückung der Rotatorien durch die Cladoceren bemerkbar. Immer verursacht ein Steigen ihrer Individuenzahl ein Sinken der Nahrungsdichte und hierdurch der Rotatorienkurve. Ferner macht sich in dieser Hinsicht auch der Einfluß der Copepoden geltend. Sie kommen in erster Linie für Rotatorien, in geringerem Maße für Cladoceren in Betracht. So wurde z. B. der Abfall der Nahrungs- und Rädertierkurve im Februar und Ende März im wesentlichen durch sie herbeigeführt. Der Konkurrenzkampf läßt sich am besten aus Fig. 32 erkennen; eine Erläuterung ist hier überflüssig. Ein Blick auf diese Kurven wird rascher und vollständiger ein Bild der Verhältnisse entwerfen als Worte es können. Hierdurch erfährt zugleich meine Behauptung, daß die pelagischen Copepoden ebenfalls auf das Z-Plankton als Nahrung angewiesen sind, eine weitere Bestätigung.

Eine Beziehung der Temperatur zu den Gesamtperiodizitätskurven des Netzplanktons konnte ich nicht ermitteln. Daß die Temperatur des Wassers einen Faktor in der Regelung des Lebenscyclus gewisser Planktozoen abgibt, ist zweifellos, doch ist er weitaus überschätzt worden. Maxima- und Minimaperioden können sich im Lebenskreis einer Art an einem bestimmten Orte scheinbar nach den Jahreszeiten richten und doch von der Nahrung beeinflußt sein. Für das zeitlich verschiedene Auftreten gerade der wichtigsten Planktonorganismen in Seen kann man den Temperatureinfluß fast ausschalten. Das Verhalten vereinzelter Arten, sich zu einer bestimmten Zeit zu entwickeln, liegt höchstwahrscheinlich »in einer inneren durch Anpassung und Vererbung erworbenen Entwicklungstendenz« begründet.

Indirekt ließ sich eine Abhängigkeit der Zooplanktonten von der Temperatur insoweit konstatieren, als die Hauptentfaltung der Nahrungsorganismen mit der Frühjahrs- und Herbstcirculationsperiode des Wassers zusammenfiel. Zur Zeit höchster sommerlicher Erwärmung zeigt die Z-Planktonkurve ihren Tiefstand, im Winter, zur Zeit beträchtlichster Abkühlung, ein Cyclotellenmaximum, das für dänische Seen (Wesenberg-Lund) als für baltische und alpine Seen charakteristisch ist. Einen Zusammenhang zwischen Herbstcirculation des Wassers und der Entfaltung der Diatomeen hat bereits Whipple in den seichten Seen bei Boston beobachten können. Im Gegensatz zu den meisten größeren Gewässern war im Mansfelder See nur ein herbstliches Diatomeenmaximum ausgebildet, während zur Zeit der Frühjahrs-

circulation des Wassers durch die Zentrifuge für Diatomeen nur geringe Zahlen festgestellt wurden.

Zusammenfassung: Es vollzieht sich somit in jedem Gewässer die Planktonproduktion nach einer ihm eignen Gesetzmäßigkeit. Es handelt sich um einen beständigen Kampf um die Nahrung, der überall eine eigne Form annehmen muß, da das Zentrifugenplankton in seiner Entwicklung von den jeweiligen physikalisch-chemischen Faktoren abhängig ist.

Das Lebensgetriebe im Plankton des Mansfelder Sees 1912 kann in großen Zügen folgendermaßen skizziert werden: Mit der Frühjahrscirculation im März und April trat eine gewaltige Vermehrung des Z-Planktons, welches sich zu dieser Zeit in der Hauptsache aus Schwärmsporen und *Microcystis*-Entwicklungsstadien rekrutierte, ein. Sie bedingte zugleich ein rasches Anwachsen der Rotatorienzahl, dem eine schnelle Abnahme durch die Entfaltung der Cladoceren folgte. Der beträchtliche Verbrauch an Nahrung durch diese Organismen hatte ein tiefes Absinken der Z-Planktonkurve bewirkt und im Juni das Sommerminimum des gesamten Netzplanktons zur Folge. Erst jetzt konnten sich die Nahrungsalgen (*Pleurococcus punctiformis*) ihrer geringen Entwicklungsdauer entsprechend gleichzeitig mit Rotatorien wieder bedeutend entfalten. Das Maximum der Rotatorien- (Juni) und Cladocerenkurve (Juli) erreichte in anbetracht der geringeren Nahrungsdichte bedeutend niedrigere Werte. Im September begann mit der Herbstcirculation des Wassers die Entwicklung der Cyclotellen. *Cyclotella Meneghiniana* verursachte infolge geringeren Nahrungswertes Schwankungen des Netzplanktons nicht in dem Maße wie *Cyclotella hyalina.*

Mit dem Erscheinen der jungen *Microcystis*-Stadien Ende März 1913 begann dieser Cyclus von neuem. Er wiederholte sich, wie ich aus einem Vergleiche der Fänge von 1912 mit denjenigen von 1911 und 1913 feststellen konnte, jedes Jahr in ähnlicher Weise.

Es können aber in demselben Gewässer zeitliche Verschiebungen und beträchtliche quantitative Abweichungen in den verschiedenen Jahreszeiten eintreten, die naturgemäß auch in der Periodizität der einzelnen Spezies zum Ausdruck kommen. Die Ursache dieser Veränderungen ist sicher zum Teil die Nahrung.

Als Beispiel will ich die folgende Beobachtung anführen. Sommer und Herbst der Jahre 1911 und 1912 waren in bezug auf Wärme und Besonnung ganz verschieden (abnorm warmer und trockener Sommer und Herbst 1911, umgekehrt 1912). Die Cyclotellen zeigten infolgedessen

in ihrer temporalen Verteilung 1911 ein andres Verhalten als 1912. Ihre Maximalperiode trat in jenem Jahre erst im November ein und hatte eine parallele Verschiebung der Periodizität des Netzplanktons zur Folge. So konnten im September und Oktober 1911 *Bosmina*, Rotatorien und auch *Daphnia* nur in wenigen Exemplaren im See nachgewiesen werden, während *Diaphanosoma* und die Copepoden in beiden Jahren quantitativ nur wenig differierten. Die Untersuchung des Z-Planktons ergab gleichzeitig sehr geringe Zahlen, kaum $^1/_{20}$ der Menge des nachfolgenden Jahres. Da mir genauere Werte nicht zur Verfügung stehen, möchte ich auf diese Verhältnisse hier nicht weiter eingehen. Höchstwahrscheinlich lassen sie sich direkt durch das späte Eintreten der Herbstcirculation und die hiermit im Zusammenhang stehende längere Anwesenheit der *Microcystis*-Wasserblüte im Plankton erklären.

2. Einfluß des Zentrifugenplanktons auf die Verteilung des Netzplanktons.

Das noch ungelöste Problem der Verteilung der Planktonten hat durch Dieffenbachs Untersuchungen in Teichen und Tümpeln für größere Gewässer neue Gesichtspunkte gewonnen. Zum ersten Male wurde von mir in einem flachen Seebecken neben den physikalischen und chemischen Faktoren auch die Verteilung des Zentrifugenplanktons berücksichtigt. Die Beobachtungen haben interessante Verteilungsverhältnisse gezeigt und mehrfache Korrekturen der bis jetzt bekanntgewordenen Tatsachen über die Verteilung nötig gemacht.

Horizontale Verteilung.

Was die horizontale Verbreitung des Planktons anbetrifft, so ist man auf Grund der Untersuchungen Apsteins, Burckhardts und Zacharias' wohl allgemein der Ansicht, daß sie in der pelagischen Region eines Sees als gleichmäßig betrachtet werden muß. Zu demselben Resultate sind in größeren, flachen Gewässern auch Amberg (Katzensee), Birge (Lake Mendota), Reighard (Lake St. Clair), Frič und Vávra (Unterpočernitzer und Gatterschlager Teich) gelangt.

Doch ist der Streit über diese Frage noch keineswegs beendet.

Nach meinen Befunden ist die horizontale Verteilung sowohl des Zentrifugen- wie Netzplanktons in der pelagischen Zone des Mansfelder Sees qualitativ wie quantitativ überraschend gleichmäßig zu nennen. Schon der kontinuierliche Verlauf der Periodizitätskurven der Planktozoen läßt keine Andeutung einer ungleichen Verteilung erkennen. Schwärme oder ähnliche Zusammen-

Tabelle XII.

Horizontalverteilung 22./VII. 1912. 11—1h p. m. See leicht bewegt. Himmel bedeckt, trüb.

	0—½ m I	0—½ m IIa	0—½ m IIb	0—½ m III	½—1 m I	½—1 m IIa	½—1 m IIb	½—1 m III	1—2 m I	1—2 m IIa	1—2 m IIb	1—2 m III
Anuraea aculeata	4020	4750	5890	4920	2870	2430	4640	3850	3900	3320	3010	2960
Polyarthra platyptera	2250	2080	2450	3200	2200	1550	2180	2960	1670	1440	1810	1540
Asplanchna priodonta	310	270	320	280	300	160	240	200	100	100	130	120
Rotatorien	6580	7100	8660	8400	5370	5140	7060	7010	5670	4860	4950	4620
Diaptomus salinus	2500	2770	2800	2150	2850	2400	2320	3330	2450	2000	2330	2600
Cyclops strenuus	1380	1460	1170	1310	1860	2130	2560	2300	1150	1600	1890	1730
Nauplien	3100	2240	2570	1950	2100	1680	1600	1800	980	1760	1820	1350
Copepoden	6980	6480	6540	5410	6810	6210	6480	7430	4580	5360	6040	5680
Bosmina longirostris	3950	2850	3720	3330	1720	*1570	1940	1340	1530	1090	1590	1310
Daphnia longispina-galeata	1920	1570	1230	1820	1270	*1570	2050	1610	1350	1200	1370	1140
Diaphanosoma brachyurum	1100	1280	930	960	1450	*1230	960	1100	1350	1410	1120	1270
Cladoceren	6970	5700	5880	6110	4440	*4370	4950	4050	4230	4200	4010	3720
I Schwärmer	15600	14000	10300	12400	10600	13100	13200	11500	8600	9300	10200	9000
II *Cryptomonas ovata*	1700	1900	2100	1900	1200	800	1700	1400	2700	3000	4100	2700
III *Scenedesmus quadricauda*	500	300	600	700	700	400	400	600	800	1200	1000	600
IV *Cyclotella Meneghiniana*	1100	800	1000	900	300	300	400	400	500	300	500	300
V *Bodo celer*	500	600	500	400	400	600	500	500	300	400	300	500
(in 10 ccm) Z = Plankton	29400	17600	14500	16300	12200	15200	16200	14400	12900	14200	16200	13100
(in 20 Liter) Netz = Plankton	20530	19280	21080	19920	16620	15720	21490	18490	14480	14420	15000	14020

	2—4 m I	2—4 m IIa	2—4 m IIb	2—4 m III	4—6 m I	4—6 m IIa	4—6 m IIb	4—6 m III	6—7 m I	6—7 m IIa	6—7 m IIb	6—7 m III
Anuraea aculeata	3020	3340	4530	2990	1890	2480	2410	2100	1770	2340	1810	1650
Polyarthra platyptera	1500	1460	1530	2300	1230	930	1650	1710	310	240	140	120
Asplanchna priodonta	80	50	40	100	20	40	50	30	10	30	40	30
Rotatorien	4600	4850	6100	5390	3140	3450	4110	3840	2090	2610	1990	1800
Diaptomus salinus	3100	2640	2760	2550	2750	4590	1970	2400	5040	7090	7780	4500
Cyclops strenuus	1400	1230	930	1120	1370	1280	1150	990	1220	1120	910	1100
Nauplien	1180	1970	2020	1270	1010	1120	1300	1160	750	980	960	690
Copepoden	5680	5840	5710	4940	5130	6990	4420	4550	7010	9190	9650	6290
Bosmina longirostris	1280	1370	1480	1190	1190	1270	1280	1000	180	290	370	310
Daphnia longispina-galeata	1150	1070	1200	900	690	750	850	620	670	960	880	650
Diaphanosoma brachyurum	1550	1500	1330	1370	780	950	990	840	690	910	1170	760
Cladoceren	3980	3940	4010	3460	2660	2970	3120	2460	1540	2160	2420	1720
I Schwärmer	7800	9400	8400	8200	6900	9100	* 7700	7300	5900	7100	5500	6300
II *Cryptomonas ovata*	1800	2000	2300	2100	1900	2400	* 2600	2000	1400	1100	800	1000
III *Scenedesmus quadricauda*	500	300	400	500	400	300	* 300	300	300	300	200	400
IV *Cyclotella Meneghiniana*	400	400	600	500	600	500	* 400	400	600	800	400	600
V *Bodo celer*	500	300	500	400	100	100	* 100	200	200	300	600	100
(in 10 ccm) Z = Plankton	11000	12400	12200	11700	9900	12400	*11100	10200	8400	9600	7500	8400
(in 20 Liter) Netz = Plankton	13760	14630	15820	13790	10930	13410	11650	10850	10640	13960	14060	9810

Anmerkung: Auf dieser Tabelle sind die mit einem * versehenen Zahlen durch Berechnung gefundene Interpolationswerte, da die betreffenden Planktonproben durch einen unglücklichen Zufall verloren gingen.



scharungen einzelner Planktonten habe ich nie beobachtet. Diese Gleichmäßigkeit erstreckte sich auf alle pelagischen Seebezirke.

Tab. XII möge hierzu als Illustration dienen. In ihr sind die Fangzahlen von drei Fängen aus den Teilen I, II und III des Sees (vgl. Karte), und zwar aus den gleichen Tiefen gegenübergestellt. Die Entfernung zwischen den einzelnen Untersuchungsstellen konnte etwa 800 m betragen, außerdem ist noch ein Fang aus dem Bezirke II, etwa 30 m von der ersten Fangstelle entfernt, angeführt.

Die hier wiedergegebenen Zahlen stellen nur einen Auszug aus den Zählprotokollen dar, wo die Tiere auch nach Geschlecht und Alter unterschieden wurden. Der Übersichtlichkeit wegen sind in den folgenden Tabellen nur die Gesamtzahlen angeführt, da die jungen und die geschlechtsreifen erwachsenen Tiere, ebenso die vorhandenen Männchen und Weibchen in bezug auf die Verteilung ein gleiches Verhalten an den Tag legten.

Apstein führt die gleichmäßige horizontale Verbreitung auf die gleichmäßige chemische Zusammensetzung des Seewassers und die dadurch bedingte gleichmäßige Verteilung der pflanzlichen Nahrung zurück. Da nach meinen Befunden das Z-Plankton horizontal gleichmäßig verteilt ist, — selbst eine Zusammenscharung von Z-Planktonten, die eine Eigenbewegung besitzen, wie Schwärmsporen und Flagellaten, konnte nie beobachtet werden — und ein direktes Abhängigkeitsverhältnis zwischen den Nahrungsorganismen und der gesamten Planktontierwelt nachgewiesen werden konnte, so ist es vollauf berechtigt, die gleichförmige Verbreitung des tierischen Planktons mit einer solchen des Nannoplanktons in Zusammenhang zu bringen. Die Annahme Ambergs, daß in kleinen Seen das Gewässer selbst die »planktonische Verbreitungseinheit« sei, hat sich bestätigt.

Ein von diesen Beobachtungen abweichendes Verhalten in der freien Region des Wassers ergaben regelmäßige Fänge in der freien Wasserzone der kleineren, schon litoralen Charakter aufweisenden Buchten. Während in den Wintermonaten die Fänge aus Bezirk I und II (vgl. Karte) eine ganz ähnliche Zusammensetzung zeigten, und eine Abnahme der limnetischen Organismen erst in der Nähe der Ufer festzustellen war, konnte ich im Hochsommer nur wenige pelagische Planktonformen hier nachweisen, obwohl das Z-Plankton eine gewaltige Zunahme aufwies und mitunter nahezu das Zwanzigfache der Menge wie in der freien Wasserfläche des offenen Sees erlangte. Die größten Werte erreichte ein kleiner farbloser Flagellat, den ich leider nicht bestimmen konnte. Auch *Cryptomonas erosa* war in bedeutend größerer

Anzahl vertreten. *Cyclotella Meneghiniana, Raphidium polymorphum* und *Scenedesmus quadricauda* dagegen zeigten in dieser Beziehung keine Unterschiede.

Es müssen mithin Faktoren auf die Verteilung des tierischen Planktons in diesen litoralen Buchten einwirken, die hier den Nahrungseinfluß ausschalten. Für diese Erscheinung muß in erster Linie die größere Masse zersetzungsfähiger organischer Nährstoffe verantwortlich gemacht werden. Sie bieten zwar für das osmotisch sich ernährende Nannoplankton günstige Existenzbedingungen dar, führen aber im Sommer durch bakterielle Fäulnisprozesse und Wucherung pflanzlicher und tierischer Saprobien eine chemische Veränderung des umgebenden Mediums, vor allem einen bedeutenden Verbrauch an Sauerstoff herbei, der auf das an größere Sauerstoffmengen gebundene Netzplankton ungünstig wirken muß, und den die zahllosen Individuen sauerstoffproduzierender Algen nicht zu decken vermögen. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß die Empfindlichkeit der einzelnen Zooplanktonten gegenüber dem Sauerstoffmangel außerordentlich verschieden ist. Ein nur geringes Sauerstoffbedürfnis besaßen mehrere Rotatorienarten, vor allem *Anuraea cochlearis*. (1./VII. in 20 l Seewasser: Bucht IV = 5300; See II = 1; 23./VII. in 20 l Seewasser: Bucht IV = 2250; See II = —). Am empfindlichsten erwiesen sich die Cladoceren *Diaphanosoma brachyurum* und *Daphnia longispina*, sowie *Diaptomus salinus*, die in den heißen Monaten die litoralen Gebiete ganz mieden. Tab. XIII wird das Gesagte noch näher erläutern.

Etwas andre Verhältnisse wurden in dieser Hinsicht in der Uferregion des Bindersees angetroffen, welcher eine dichte Wasserpflanzenzone aufweist. Dort waren im Sommer das Z-Plankton und auch die pelagischen Zooplanktonten in nur geringen Mengen vertreten. Sollte hier vielleicht der Einfluß der reich entwickelten Litoralfauna als Nahrungskonkurrent oder ein solcher der Lichtintensität auf das Zooplankton in Frage kommen? Ich möchte nicht versäumen, auf die Arbeiten von Woltereck und Burckhardt hinzuweisen. Ersterer erklärt das Phänomen der Uferflucht als »Berührungs-Reaktion«, letzterer hingegen sieht als Ursache »aktive Lichtflucht« an.

Vertikale Verteilung und tägliche Wanderungen.

Komplizierter als die horizontale repräsentiert sich die ungleiche vertikale Verteilung in einem See, weil sie in den verschiedenen Gewässern ein andres Gepräge aufweist. Schon seit Jahrzehnten ist auch

Tabel[illegible] XIII.

Fänge aus [illegible]1 m Tiefe.

Zeit / Ort	21./I.		19./II.		29./II.		21./III.		20./[illegible]	
	II	B I	II	B I	II	B I	II	B I	II	B I
(in 10 ccm) Z = Plankton	362000	306000	127600	111000	171600	130500	144400	180000	612000	[illegible]400
(in 20 Liter) Netz = Plankton	9190	8130	5940	5550	22880	18660	12460	10600	23900	[illegible]440
Anuraea aculeata	7560	6800	4580	4260	16780	12230	2230	2660	1180	870
Triarthra terminalis-maior	67	130	70	40	210	180	1	—	—	—
Brachionus angularis-bidens	450	400	90	220	2680	1190	4820	3700	12370	[illegible]600
Brachionus pala	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Asplanchna brightwelli	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polyarthra platyptera	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—
Anuraea cochlearis	—	—	27	60	—	—	—	—	—	—
Synchaeta pectinata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rotatorien	8077	7330	4747	4584	19670	2600	7051	6360	13550	[illegible]70
Diaptomus salinus	240	110	340	21	360	10	540	10	420	[illegible]210
Cyclops strenuus	70	27	40	32	190	180	1030	800	1600	[illegible]240
Nauplien	720	550	550	630	2340	2570	3060	2620	6150	[illegible]280
Copepoden	1030	687	930	683	2890	2760	4630	3430	847[illegible]	[illegible]730
Bosmina longirostris	75	110	230	280	325	2300	780	810	18[illegible]	[illegible]230
Daphnia longispina-galeata	7	4	10	—	—	—	1	—	21	10
Diaphanosoma brachyurum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladoceren	82	114	240	280	325	2300	781	810	18[illegible]1	[illegible]240

Zeit / Ort	21./V.		11./VI.		28./VII.		31./VIII.		19./IX.		30./X.	
	II	B I	II	B I	II	B I	II	B I	II	B I	II	B I
(in 10 ccm) Z = Plankton	23000	16400	86000	180300	10000	195500	40000	180400	53000	66100	100400	93600
(in 20 Liter) Netz = Plankton	82860	46160	2690	750	16540	4380	10520	3330	21190	17340	8490	9010
Anuraea aculeata	32	—	9	—	3590	1410	620	160	2290	2200	140	170
Triarthra terminalis-maior	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53	80
Brachionus angularis-bidens	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	40	130
Brachionus pala	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Asplanchna brightwelli	140	32	105	320?	45	—	960	10	225	310	1020	880
Polyarthra platyptera	14500	3290	—	—	1810	860	2270	800	1870	1790	2590	3070
Anuraea cochlearis	—	—	—	—	1	990	1730	1670	2740	3280	1770	2290
Synchaeta pectinata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	27
Rotatorien	14672	3322	114	320	5446	3260	5580	2640	7126	7580	5627	6647
Diaptomus salinus	250	—	810	—	2600	—	120	—	170	160	25	—
Cyclops strenuus	53	—	25	—	1800	80	910	80	540	330	160	70
Nauplien	1030	960	1200	320	1860	980	750	53	450	—	1190	690
Copepoden	1333	960	2035	320	6260	1060	1780	133	1160	490	1375	760
Bosmina longirostris	63630	40990	290	90	2210	53	2170	530	11700	8790	1360	1520
Daphnia longispina-galeata	3220	890	250	16	1570	3	80	27	210	140	120	80
Diaphanosoma brachyurum	—	—	—	—	1050	—	910	—	990	340	13	
Cladoceren	66850	41880	540	106	4830	56	3160	557	12900	9270	1493	1607



diese Erscheinung beobachtet und aus allen tieferen Seen oft beschrieben worden. Eine befriedigende Erklärung für dieses Verhalten aber fehlt noch. Bisher hat man es ausschließlich auf Gründe physikalischer Natur zurückzuführen versucht (WEISMANN, FUHRMANN). Erst BURCKHARDT deutet einen eventuellen Einfluß der Nahrung an. Dieser hat sich nach DIEFFENBACHS Beobachtungen als die direkte Ursache der ungleichmäßigen Vertikalverteilung der pelagischen Rotatorien in dem von ihm untersuchten Teiche erwiesen: Zu jeder Jahreszeit, bei den verschiedensten Witterungsverhältnissen konnte er »die pelagischen Rädertiere und ihre Nahrungsorganismen an allen Stellen des Limnetikums in einer Zone, die etwa $^1/_2$ m unter dem Wasserspiegel lag, in ungleich größeren Mengen antreffen als in den darunter- und darüberliegenden Wasserschichten«.

Die vertikale Verteilung der Planktonten des Mansfelder Sees, welcher in seinem biologischen Charakter vielmehr eine Mittelstellung zwischen Teich und See einnimmt, ist im Laufe des Jahres einem bestimmten Wechsel unterworfen. THALLWITZ konnte im Moritzburger Großteich bei Dresden eine zonar und periodisch verschiedene Verteilung des Planktons nicht nachweisen. Zu diesem Resultat kam er jedenfalls nur durch Anwendung der für das quantitative Arbeiten in flacheren Gewässern völlig ungeeigneten Netzmethode. In dem von mir untersuchten See konnte ich die Beobachtung machen, daß das Maximum der Verteilung des Gesamtnetzplanktons vom späten Frühjahr bis zum Winter von der Oberfläche nach der Tiefe zu wandert. Im Mai und in den Sommermonaten waren 43—72% der Planktonten in der Oberflächenschicht 0—1 m enthalten. Umgekehrt war die Verteilung im Winter, zu dieser Zeit war die größte Menge in 4—7 m Tiefe angesammelt. Mit andern Worten: Die tierischen Organismen bevorzugten in den Sommermonaten die Oberflächenschicht, im Winter die tieferen Schichten, während in den Übergangszeiten die Verteilung von der Oberfläche bis zum Boden eine mehr gleichförmige war. Die Befunde APSTEINS, daß die Hauptmasse des Planktons in verschiedenen norddeutschen Seen in der Oberflächenschicht konzentriert ist, gilt im Mansfelder See nur für die Periode der Sommerstagnation des Wassers.

Am ausgeprägtesten zeigten dieses zonare Verhalten die Cladoceren. Im Winter unter dicker Eisdecke waren sie bis 3 m über dem Grunde in nur geringer Zahl vorhanden. Hier begann plötzlich eine enorme Zunahme der Bevölkerungsziffer, die unter Umständen das Vierfache des Wertes der darüberliegenden und das Hundertfache

des Wertes der Oberflächenschicht erreichen konnte. *Daphnia longispina* hatte ihr Maximum direkt über dem Grunde in 6—7 m Tiefe, während *Bosmina longirostris* quantitativ am stärksten in 4—6 m auftrat. Dieses Tiefenmaximum ließ sich im Januar und Februar verfolgen, worauf es abnahm, und eine mehr gleichmäßige Verteilung in den darüberliegenden Schichten platzgriff. Mitte Mai wurde ein deutliches Oberflächenmaximum in 0—$^1/_2$ m beobachtet, welches sich von Juni an über 0—2 m ausbreitete. Vom September an war wieder das Umgekehrte der Fall, zunächst gleichmäßige Verteilung von 0—4 m und schließlich ein Wintertiefenmaximum.

In ähnlicher Weise verhielten sich die Rotatorien. Die Oberfläche war im Winter stets ärmer an diesen Organismen als in den übrigen Monaten des Jahres. Auch sie waren (*Brachionus angularis* var. *bidens*, *Triarthra terminalis* var. *maior*, *Anuraea aculeata*) in der Tiefe bedeutend stärker gehäuft zu finden als in den übrigen Regionen. Vom Mai an wiesen die Vertreter dieser Tiergruppe (*Polyarthra platyptera*, *Anuraea cochlearis*, *Anuraea aculeata*, *Asplanchna priodonta*, *Asplanchna brightwelli*, *Brachionus pala*, *Synchaeta pectinata*) bis Anfang Herbst ihre größte Volksdichte ebenfalls in der Oberflächenzone auf.

Die Copepoden zeigten zu allen Jahreszeiten eine gleichmäßigere Verteilung in der ganzen Wassersäule. Ausgesprochene periodische Maxima in irgend einer Tiefenschicht konnten nicht konstatiert werden. So war es auch eigentümlich, daß im Mai, wo die Fänge für die sämtlichen übrigen Planktonspezies eine gewaltige Ansammlung an der Oberfläche ergaben, sich diese Art nicht daran beteiligte, sondern im Gegenteil diesmal sogar größere Zahlen in der Tiefe aufwies.

Eine ausreichende Erklärung für die zonare Verteilung des Netzplanktons können wahrscheinlich weder die thermischen, noch die optischen Eigenschaften des Seewassers geben. Denn es konnten in demselben Untersuchungsjahre im Winter unter dem Eise im Bindersee eine durchaus gleichmäßige Verbreitung der tierischen Planktonten und öfters sogar größere Mengen an der Oberfläche angetroffen werden. Letztere Erscheinung kann allerdings durch die geringe Anzahl der Individuen herbeigeführt worden sein, die keine deutliche Vertikalverteilung zu erkennen gestattete. Die wenigen vorhandenen Zentrifugenalgen zeigten in ihrer Verteilung vollkommene Übereinstimmung mit dem Netzplankton.

Das Z-Plankton soll deshalb im Mansfelder See zur Beurteilung dieses Problems herangezogen werden. Die Hauptmasse der Algen war während des größten Teiles des Jahres in der ganzen Wasserzone gleichmäßig

verteilt. Bei Schwärmsporen und Grünalgen konnte beständig ein geringes Maximum in den oberflächlichen Schichten beobachtet werden. Es ist erst vom Mai an deutlich ausgeprägt, wenn die Schichtung des Wassers sich ausbildet und die Nähralgen zugleich durch die zunehmende Besonnung und Wasserwärme eine gewaltige Vermehrung in der Oberflächenschicht erfahren. Eine andre Verteilung wiesen die Nahrungsorganismen zur Zeit der inversen Schichtung des Wassers in den Wintermonaten auf. Die in der Minderheit vorhandenen Schwärmsporen hatten ihre Hauptentfaltung gemeinsam mit *Chlamydomonas media* und dem Flagellaten *Cryptomonas erosa* (s. Tab. XIV) dicht unter dem Eise.

Tabelle XIV.

(in 10 ccm	Januar			Februar				
Seewasser)	10.	21.	27.	6.	9.	14.	19.	24.
0–½ m	1250	1400	875	5000	63000	33700	35100	21600
½–1 »	—	—	—	1750	9000	22000	19800	16200
1–2 »	—	—	—	600	5400	9000	5400	12600
2–4 »	—	—	—	100	1800	3600	3600	12600
4–6 »	—	—	—	—	—	—	—	5400
6–7 »	—	—	—	—	—	—	—	—
	Schneeeis			Spiegeleis				

Die durch die Eisdecke geschwächte Lichtintensität bietet wahrscheinlich in den obersten Schichten optimale Lebensbedingungen für diese Algen. Vielleicht ist hier zugleich ein heliotaktisches Verhalten der letzteren ausgeprägt, da unter der schützenden Eisdecke äußere Einflüsse, die sonst störend einwirken, wie Wellenbewegung, Temperaturschwankungen und damit zusammenhängende Strömungen, wegfallen. Die Schichtung wurde durch die nach der Eisschmelze einsetzenden Konvektionsströmungen aufgehoben.

Entgegengesetzt verhielten sich unter dem Eise die chromophyllfreien (=grauen) Formen und *Cyclotella hyalina*, die Hauptnähralge des tierischen Winterplanktons. Sie wiesen ihre größte Bevölkerungsdichte in den tieferen Regionen auf (s. Tab. XV, S. 598).

Es handelt sich bei ersteren um Planktonorganismen, die ihre optimalen Bedingungen zu ihrem Wachstum in der Tiefe finden. Dasselbe kann für *Cyclotella hyalina* der Fall sein. Bei dieser Spezies kommt noch hinzu, daß sie aus Mangel an Eigenbewegung dem Sinken keinen aktiven Widerstand leisten kann.

Somit waren im Winter gleichzeitig zwei periodische zonare

Tabelle XV.

(in 10 ccm Seewasser)	Januar 10.	21.	27.	Februar 6.	9.	14.	19.	24.
0—1/2 m	129200	221000	217500	132500	75000	70000	23400	54800
1/2—1 »	257400	240600	240600	179750	102500	65500	79900	71600
1—2 »	248900	256000	356000	324800	118600	120000	122200	134000
2—4 »	362000	402250	574200	497600	224800	177400	131200	108800
4—6 »	474800	534400	719000	695200	398000	479000	460200	340400
6—7 »	450000	420400	509600	383600	395400	422000	449400	335700
	Schneeeis			Spiegeleis				

Ansammlungen im See vorhanden: Das Hauptmaximum der gesamten Nahrung, bestehend aus *Cyclotella* und chromophyllfreien Formen in der Tiefe und ein geringes Maximum für *Cryptomonas, Chlamydomonas* und Schwärmsporen an der Oberfläche. Dieses Tiefenmaximum ließ sich noch wenige Tage nach der Eisschmelze verfolgen.

Aus alledem geht hervor, daß das Z-Plankton in seiner biologischen Schichtung in einem nicht tiefen Seebecken von der thermischen Stratifikation des Wassers abhängig ist. Letztere erklärt uns die ungleiche Verteilung im Sommer und Winter, während die mehr regelmäßige Verteilung im Frühjahr und Herbst und damit das Vorkommen von Schwärmsporen und Grünalgen bis in die Nähe des Grundes auf die thermische Circulation des Wassers zurückzuführen ist.

Das Licht vermag auf die Verteilung der Nahrungsorganismen insofern einzuwirken, als eine bestimmte Intensität das Optimum für die Entwicklung derselben darstellt.

Einfluß der Nahrung.

In welcher Beziehung steht nun das Netzplankton zu der vertikalen Verbreitung des Z-Planktons?

Tab. XVI soll als Erläuterung zur Beantwortung dieser Frage dienen. In ihr habe ich die Werte für die Planktonten in den verschiedenen Monaten der Übersichtlichkeit wegen in Prozenten der Totalmenge angegeben. Aus demselben Grunde, um die zahlreichen Schwankungen der Individuenmengen innerhalb der mit Absicht sehr eng gewählten Untersuchungsschichten zu eliminieren und die Unterschiede charakteristischer hervortreten zu lassen, habe ich bei der Berechnung die Zählergebnisse der sechs Stufenfänge jeder Untersuchung in drei Kategorien zusammengefaßt und darnach nur drei Zonen der Wassersäule des Sees unterschieden:

Tabelle XVI.

Netz = Planktonmenge pro Tiefenstufe in % der Gesamtmenge des entsprechenden Totalfanges.

Tiefe	Januar 10.	21.	31.	Februar 9.	19.	29.	März 11.	21.	April 1.	13.	20.	30.	Mai 11.	21.	31.	Juni 11.	21.
0—1 m	12,0	11,5	26,2	13,6	10,3	25,8	36,4	31,9	36,6	31,4	33,8	43,9	56,8	72,8	62,6	55,7	57,9
1—4 »	39,3	40,2	31,0	35,8	39,4	47,7	38,1	38,9	34,4	36,3	47,2	34,8	24,3	23,1	23,7	29,6	29,6
4—7 »	48,7	48,3	42,8	50,6	50,3	26,5	25,5	29,2	29,0	32,3	19,0	21,3	18,9	4,1	13,7	14,7	12,5

Tiefe	Juli 1.	11.	22.	31.	August 11.	31.	September 9.	19.	30.	Oktober 10.	20.	30.	November 15.	30.	Dezember 16.
0—1 m	66,1	54,2	43,1	57,1	54,4	38,9	32,4	30,9	48,3	49,3	26,6	18,2	20,1	26,1	18,2
1—4 »	20,0	27,0	30,3	27,3	28,5	35,2	37,0	36,3	41,1	37,8	33,9	38,5	45,2	42,2	41,1
4—7 »	13,9	18,8	25,6	15,6	17,1	25,9	30,6	32,8	10,6	12,9	39,5	43,3	34,7	31,7	40,7

Z = Planktonmenge pro Tiefenstufe in % der Gesamtmenge des entsprechenden Totalfanges.

Tiefe	Januar 10.	21.	31.	Februar 9.	19.	29.	März 11.	21.	April 1.	13.	20.	30.	Mai 11.	21.	31.	Juni 11.	21.
0—1 m	19,4	18,5	19,9	17,9	11,9	26,0	27,6	26,4	39,0	29,9	33,9	37,5	63,2	58,9	45,5	56,3	43,7
1—4 »	33,3	32,4	35,4	25,2	19,7	32,3	35,5	39,9	36,4	39,5	37,2	35,5	21,9	27,6	36,4	30,2	31,7
4—7 »	47,3	49,1	44,7	56,9	68,4	41,7	26,9	33,7	24,6	30,6	28,9	27,0	14,9	13,5	18,1	13,5	24,6

Tiefe	Juli 1.	11.	22.	31.	August 11.	31.	September 9.	19.	30.	Oktober 10.	20.	30.	November 15.	30.	Dezember 16.
0—1 m	50,8	67,6	38,2	50,8	50,2	39,0	38,1	29,6	39,0	36,6	31,2	21,3	31,8	22,1	19,8
1—4 »	31,7	24,6	34,7	31,0	28,9	32,5	40,8	37,2	34,1	32,4	34,1	43,2	33,2	43,3	43,2
4—7 »	17,5	7,8	27,1	18,2	20,9	28,5	21,1	33,2	26,9	31,0	34,7	35,5	35,0	34,6	37,0

eine Oberflächenschicht	0—1 m
eine mittlere Schicht	1—4 m
eine Tiefenschicht	4—7 m.

Die tabellarische Übersicht zeigt uns, daß sich Netz- und Z-Plankton in ihrer vertikalen Verteilung auffallend parallel verhalten. Es ist deshalb berechtigt, eine gesetzmäßige Abhängigkeit zwischen beiden anzunehmen. Beide Planktongruppen waren im Winter zahlreicher in der Tiefe enthalten, während sie im Sommer ihr Produktionsmaximum an der Oberfläche hatten und in der übrigen Zeit eine nahezu gleichmäßige Verteilung zeigten.

Wenn man dieses Verhalten der Zooplanktonten allein in direkten Kausalzusammenhang mit dem Lichte oder der Temperatur und ihren Gefolgeerscheinungen: Änderung der Viskosität, Konvektionsströmungen usw. zu bringen sucht, so erhält man keinen genügenden Aufschluß. Es wird auf diesem Wege nicht deutlich, weshalb im Winter unter dicker Eisdecke und selbst unter einer Schneeschicht das Netz-Plankton bei beträchtlicher Zunahme der Individuenzahl eine maximale Entfaltung in den tieferen Zonen aufweist. Darüber kann uns nur das zu dieser Zeit ebenfalls in die tieferen Regionen verlegte Algenmaximum Aufklärung geben. Wollte man annehmen, daß dieses Tiefenmaximum des Netz-Planktons allein durch ein Absinken der Tiere in dem kälteren Wasser ohne Zutun der Nahrung hervorgerufen wurde, so wäre dort eine Vermehrung der Planktonten in dem Maße, wie meine Untersuchungen ergeben haben, ausgeschlossen gewesen.

Hiernach sind auch die Beobachtungen zum Teil verständlich, daß die Planktonten in verschiedenen norddeutschen Seen (BEHRENS, Sacrowersee) und Alpenseen (BURCKHARDT, Vierwaldstättersee; LANTZSCH, Zuger See) im Winter in bedeutend größerer Tiefe anzutreffen sind als im Sommer, wobei eine zonare Schichtung in den meisten Fällen nicht ausgebildet ist. Die Circulationsströme im Herbste haben reichere Nahrung in diese Tiefen geführt und erst Existenzbedingungen für das Netzplankton dort geschaffen. ZACHARIAS und BURCKHARDT nehmen an, daß die günstigeren Ernährungsverhältnisse in den Tiefenschichten zu dieser Zeit durch das Untersinken der absterbenden Algen herbeigeführt werden. Hinfällig ist die Anschauung von FRIČ und VÁVRA, welche das regere tierische Leben zur Winterszeit nahe am Grunde in dem nur 3 m tiefen Unterpočernitzer und Gatterschlager Teich direkt durch die Zunahme der Temperatur nach der Tiefe erklären wollen. Ein Einfluß der Temperatur ist gewiß vorhanden, aber er ist sehr wahrscheinlich nur indirekt.

Tabelle XVII.

Tag. 26. IX. 1912.) 12—1h p.m. See: windstill. Wetter: heiter, sonnig.

(in 20 Liter)	Oberfläche	1/2 m	1 m	3 m	5 m	7 m
Anuraea aculeata	510	850	960	530	270	80
Triarthra terminalis-maior	—	10	—	—	1	—
Brachionus angularis-bidens	—	27	80	27	10	-
Asplanchna priodonta	530	690	400	190	—	—
Polyarthra platyptera	2640	4350	5090	4610	2370	190
Anuraea cochlearis	4240	4670	4210	4400	930	80
Synchaeta pectinata	670	1070	710	510	11	80
Rotatorien	8590	11660	11450	10260	3590	430
Diaptomus salinus	110	160	320	240	190	110
Cyclops strenuus	130	480	720	670	670	1090
Nauplien	750	1430	910	910	720	430
Copepoden	990	2070	1950	1820	1580	1630
Bosmina longirostris	4960	18210	14480	2720	1390	290
Daphnia longispina-galeata	130	450	510	310	250	270
Diaphanosoma brachyurum	420	610	5600	830	610	480
Cladoceren	5510	19270	20590	3860	2350	1040
I. Schwärmer	20000	22200	19300	12800	12500	12300
II. *Cryptomonas erosa*	900	1100	600	600	300	150
III. *Scenedesmus quadricauda, Raphidium polymorphum, Pediastrum, Staurastrum*	900	1600	800	1200	600	1500
VI. *Cyclotella Meneghiniana*	197100	189600	180900	163900	120700	107800
(in 10 ccm) Z = Plankton	218900	214500	201600	178500	134100	121700
Temp.: Luftt. 16,8° C	12,6°	12,5°	12,1°	11,4°	10,8°	10,7°

Ferner muß man auch noch andre Momente für die Verteilung gelten lassen. Woltereck zieht als Erklärung für das winterliche Tiefenmaximum bei Cladoceren die Beobachtung heran, daß im kalten Wasser die Eigenbewegung der »hüpfenden« Cladoceren verlangsamt wird, wodurch die Tiere infolge des zwischen je zwei Ruderschlägen jeweils erfolgenden Absinkens schließlich nach unten gelangen, mit andern Worten, »daß die Schwimmbahnen im kalten Wasser häufig abwärts führen«. Meine Befunde im See stimmen mit diesen an Kulturen gewonnenen Beobachtungen gut überein. Durch sie wird uns erklärlich, weshalb das Maximum der Daphnien im Januar und Februar stets tiefer lag als dasjenige der Bosminen und der Rotatorien. An dieser Bodenansammlung beteiligten sich sowohl die älteren, wie die jüngeren Tiere. Anderseits

Tabelle XVIII.

(Nacht. 27. IX. 1912.) 1—2h p. m. n. See: windstill. Neumond.

(in 20 Liter)	Oberfläche	½ m	1 m	3 m	5 m	7 m
Anuraea aculeata	730	690	660	730	310	50
Triarthra terminalis-maior	—	—	10	—	—	—
Brachionus angularis-bidens	40	30	40	10	—	—
Asplanchna priodonta	750	410	530	210	10	27
Polyarthra platyptera	4350	3980	4900	3820	1970	60
Anuraea cochlearis	4440	5010	3720	4100	1260	110
Synchaeta pectinata	820	790	840	600	27	60
Rotatorien	11130	10910	10700	9470	3570	300
Diaptomus salinus	240	360	420	490	100	120
Cyclops strenuus	80	320	630	770	920	900
Nauplien	930	1150	870	640	810	720
Copepoden	1250	1830	1920	1900	1830	1740
Bosmina longirostris	8730	10200	8240	8290	1120	600
Daphnia longispina-galeata	290	250	300	270	410	270
Diaphanosoma brachyurum	2320	2030	3450	920	1400	240
Cladoceren	11340	12480	12190	9480	2930	1110
I. Schwärmer	17500	20600	18400	12700	11900	11500
II. *Cryptomonas erosa*	400	500	300	300	200	150
III. *Scenedesmus quadricauda*, *Raphidium polymorphum*, *Pediastrum*, *Staurastrum*	1100	1300	700	600	400	900
IV. *Cyclotella Meneghiniana*	173400	180200	192100	150000	111600	110000
(in 10 ccm) Z = Plankton	192400	202600	211500	163600	124100	122500
Temp.: Luftt. 11,0° C	11,1°	11,1°	11,2°	11,0°	10,9°	10,7°

lassen sich meine Resultate nicht ohne weiteres mit der Anschauung dieses Autors vereinigen. Sie vermag uns allein keine Auskunft zu geben über die beträchtliche Zunahme der Bevölkerungsdichte aller Tiergruppen im Winter in den Tiefenschichten des Sees, wofür nach meiner Meinung in erster Linie nur die Nahrung in Frage kommen kann.

Im Mai fällt das Oberflächenmaximum der Planktonten mit dem Minimum der Transparenz zusammen, trotzdem liegt kein Grund vor, den Einfluß der Nahrung einem solchen des Lichtes gegenüber ausschalten zu wollen. Die gleichzeitige gewaltige Zunahme der Cladoceren und Rotatorien in dieser Zone spricht für den ersteren. Apstein berichtet, daß die größten Individuenwerte von *Diaphanosoma brachyurum* und der meisten Rädertiere an der Oberfläche von ihm zur Zeit der

Tabelle XIX.

Wetter: heiter, sonnig. Nachts Sternenschein. See: wenig bewegt. (18./VIII., 19./VIII. 1912.)

(in 20 Liter)	**Tag** (18./VIII. 2–3h)				**Abenddämmerung** (18./VIII. 8–9h)				**Nacht** (19./VIII. 1–2h)				**Morgendämmerung** (19./VIII. 5–6h)			
	0–½ m	½–1 m	1–2 m	Ufer	0–½ m	½–1 m	1–2 m	Ufer	0–½ m	½–1 m	1–2 m	Ufer	0–½ m	½–1 m	1–2 m	Ufer
Anuraea aculeata	190	720	120	80	350	1020	130	100	500	490	580	130	490	470	410	90
Asplanchna priodonta	590	1010	530	—	330	960	610	1	310	510	610	20	300	280	510	10
Polyarthra platyptera	580	550	440	100	420	650	710	110	440	320	480	130	530	490	370	90
Anuraea cochlearis	560	850	1040	350	370	410	480	240	590	370	360	230	480	410	350	340
Rotatorien	1920	3130	2130	530	1470	3040	1930	450	1840	1690	2030	510	1800	1650	1640	530
Bosmina longirostris	3840	9870	720	7630	6240	14300	2500	6920	4380	5550	4240	5230	860	11120	2240	5100
Daphnia longispina-galeata	210	440	110	10	80	450	130	12	360	310	280	50	80	640	80	20
Diaphanosoma brachyurum	1020	1510	1570	—	1900	3350	60	80	1410	2020	2450	30	320	3170	1090	20
Cladoceren	5070	11820	2400	7640	8220	**18100**	2690	7010	6150	7880	6970	5310	1260	**14930**	3410	5140
Nauplien	850	830	900	720	1150	990	2100	910	1100	1280	1730	1200	610	1570	1370	840
Cyclops strenuus	1810	2270	2390	910	1600	2800	1550	770	1800	2500	1450	620	370	5270	1300	1210
Diaptomus salinus	180	180	200	30	130	1270	830	30	1360	1170	1230	—	80	1120	770	20
Copepoden	2840	3280	3490	1660	2880	5060	4480	1710	4260	4950	4410	1820	1060	**7960**	3440	2070

Tabelle XX.

Tag. (11. II. 1912.) 2—3h p.m. Wetter: heiter, sonnig. Eisdecke 26 cm.

(in 20 Liter)	Oberfläche	1/2 m	1 m	3 m	5 m	7 m
Anuraea aculeata	2160	4120	13140	28190	22450	20560
Triarthra terminalis-maior	64	64	520	510	230	390
Brachionus angularis-bidens	200	180	6880	7190	8400	7440
Rotatorien	2420	4360	20540	35890	31080	28390
Diaptomus salinus	390	760	520	740	730	300
Cyclops strenuus	140	180	150	250	200	330
Nauplien	400	1530	2720	3270	1970	2120
Copepoden	930	2470	3390	4260	2900	2750
Bosmina longirostris	64	53	1850	2630	2240	2980
Daphnia longispina-galeata	—	11	21	250	250	240
Cladoceren	64	64	1870	2880	2490	3220
Cyclotella hyalina	65000	120300	102000	250400	390000	395400
Cryptomonas erosa	48700	33000	9000	3600	—	—
Scenedesmus quadricauda	1200	1800	1800	1800	600	900
(in 10 ccm) Z = Plankton	114900	155100	112800	255800	390600	396300
Temp.: Luftt. + 7,5° C	2,5°	2,75°	3,0°	3,0°	3,25°	3,7°

stärksten Fortpflanzung beobachtet wurden. Demnach liegt hier ein ganz ähnlicher Fall von einem größeren norddeutschen See vor, der durch meine Untersuchungen bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Nahrung erklärt ist.

Einwirkung des Lichtes.

Der Einfluß der Intensität des Lichtes auf die Verteilung des Netzplanktons soll durch einen Vergleich von Tag- und Nachtfängen charakterisiert werden. Ich habe vier Nachtfänge in den verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt. Da sich bei allen Fängen die Individuen der einzelnen Tierarten bezüglich ihrer Lichtreaktion ganz ähnlich verhielten, seien nur die Ergebnisse der Untersuchungen vom September und Februar 1912 hier niedergelegt (Tab. XVII, XVIII und XX, XXI).

Ein direkter Einfluß des Lichtes auf die Verteilung des Netzplanktons ist unverkennbar. Er äußert sich allerdings nur in der Oberflächenschicht, weil die geringe Transparenz des Seewassers eine starke Absorption der Lichtstrahlen zur Folge hat und kommt somit nur für einen bestimmten Teil des Planktons in Betracht. Die Nachtfänge aus 0—1 m enthielten stets eine größere Menge von

Tabelle XXI.

Nacht. 11. II. 1912. 10—11h p. m. n. Mondschein. Eisdecke 26 cm.

(in 20 Liter)	Oberfläche	1/2 m	1 m	3 m	5 m	7 m
Anuraea aculeata	6790	7650	7360	30860	24830	24480
Triarthra terminalis-maior	230	200	220	350	370	350
Brachionus angularis-bidens	710	3340	3440	7530	7100	6680
Rotatorien	7730	11190	11020	38740	32300	31510
Diaptomus salinus	280	760	980	996	810	220
Cyclops strenuus	90	250	250	370	170	240
Nauplien	350	1310	4570	4250	2210	170
Copepoden	720	2320	5700	5610	3190	630
Bosmina longirostris	250	2700	2110	2570	2830	2390
Daphnia longispina-galeata	11	140	75	110	250	210
Cladoceren	260	2840	2180	2680	3080	2600
Cyclotella hyalina	70000	169000	139200	283400	314200	367400
Cryptomonas erosa	38400	23000	5400	3600	—	—
Scenedesmus quadricauda	600	1800	2400	1800	1200	2600
(in 10 ccm) Z = Plankton	119000	193800	147000	288800	315400	370000
Temp.: Luftt. + 4° C	2,5°	2,75°	3,0°	3,0°	3,0°	3,5°

Cladoceren und von Rotatorien als die entsprechenden Tagfänge, doch nie mehr Individuen als die darunterliegenden Schichten. Die Amplitude ihrer Wanderung war demnach sehr gering. Für erwachsene Copepoden konnte ich diesen Nachweis der Phototaxis nicht beibringen, ebenso beteiligten sich die Nauplien nur wenig an diesen Wanderungen. Das Mondlicht übte keinen Einfluß auf die Verteilung aus. Die Nachtfänge bei Vollmond und Neumond lieferten dieselben Resultate. Desgleichen löste ein Wechsel der Beleuchtungsstärke am Tage keine besonderen Änderungen aus.

Am 18./VIII.—19./VIII. wurden vier Fänge ausgeführt, um die Einwirkung der Lichtintensität auf das Plankton zu verschiedenen Tageszeiten zu studieren.

Die Verteilung wies im großen und ganzen folgende Unterschiede auf. Mit dem Einbruch der Abenddämmerung begann allmählich eine Zunahme der Cladoceren in $1/_2$—1 m. In der Nacht war die Verteilung aller drei Tiergruppen in den Oberflächenschichten gleichmäßig. Gegen Morgen machte sich eine auffällige Abnahme der Cladoceren und auch der Copepoden in der 0—$1/_2$ m Schicht und eine bedeutende Anhäufung dieser Organismen in $1/_2$—1 m geltend. Sie dürfte eine Reaktionsfolge

der Tiere auf den allmählich immer stärker werdenden Lichtreiz sein, da nach Woltereck im Experiment das beginnende Dämmerlicht auf die Ruderbewegung derselben »intensivierend« wirkt, wobei der Lichteinfall von oben die aufwärts-schwimmenden Tiere zu horizontal oder abwärts gerichteter Bewegung zwingt.

In der Uferregion (Aselebener Bucht) ergab die Anzahl der Individuen während der Nacht keine größeren Werte (s. Tab. XIX).

Unberührt von jeder Einwirkung des Lichtes blieb die Verteilung der Nahrung. Die Z-Planktonten ließen keine Spur von Wanderungen erkennen, und demnach können sie als Ursache für die tägliche Verteilung des Netzplanktons in diesem Gewässer nicht in Betracht kommen. Dieses Ergebnis ist wahrscheinlich mit der geringen Transparenz des Seewassers und der Art der Algen in Zusammenhang zu bringen. Es steht in direktem Gegensatz zu den Befunden Dieffenbachs in Teichen, welcher die Netz-Planktonwanderungen als Folgeerscheinung des Auf- und Absteigens der Nahrung betrachtet. Deshalb möchte ich in den beiden voranstehenden Tabellen (XX u. XXI) noch die Untersuchungsergebnisse des Fanges vom 11. Februar 1912 publizieren, den ich unter der Eisdecke ausgeführt habe, da hier die vom Licht beeinflußte Schicht eine weitere Ausdehnung besaß und zugleich ungestört durch äußere Einflüsse war. Die Empfindlichkeit der Planktonten gegenüber einem Wechsel der Lichtstärke konnte hierdurch etwas deutlicher zum Ausdruck kommen.

Verteilung unter dem Eise.

Francé berichtet vom Balatonsee, daß sich »unter der Eisdecke dieselben Verhältnisse wie bei freiem Wasser« vorfinden, und zu denselben Ergebnissen ist Ruttner bei seinen eingehenden Untersuchungen an den Lunzer Seen gekommen. Eine nur geringe Veränderung der Lichtintensität hatte eine vollkommene Änderung der Verteilung zur Folge. Ich habe unter dem Eise eine tägliche vertikale Wanderung der Cladoceren und Rotatorien, dagegen nicht der Copepoden innerhalb der Oberflächenschicht konstatieren können. Hierdurch habe ich zugleich einen neuen Beweis geliefert, der gegen die Theorie Ostwalds spricht, nach welcher dem Faktor der Viskosität des Wassers ein bedeutender Einfluß auf die Wanderung der Organismen einzuräumen ist. Es sollen, auf Grund rein theoretischer Erwägungen, durch Erwärmung der Oberflächenschicht am Tage und der aus ihr resultierenden Abnahme der inneren Reibung die Planktonten in tiefere Schichten sinken, während sie in der Nacht durch

Diffusionsströme des wärmeren Wassers nach oben bewegt werden. Unter einer Eisdecke, die vollständig adiatherman ist (wie aus einem Vergleich der Temperaturangaben in Tabelle XX u. XXI hervorgeht), kann, wie DIEFFENBACH mit Recht sagt, »von einer durch Veränderung der inneren Reibung bedingten Vertikalwanderung durchaus keine Rede sein«.

Verteilung unter einer Schneedecke.

Eine weitere Fangserie wird die Verteilungsverhältnisse zu einer Zeit illustrieren, wo eine Schneedecke das Eis überkleidete. Leider war dieselbe nur von kurzer Dauer. Bereits am folgenden Tage war sie vom Sturme zum größten Teile abgeweht und damit die Hoffnung auf gründlichere Resultate zunichte gemacht. In dem äußerst milden Winter 1912/13, der ebenfalls nur wenige Tage Schnee aufwies, konnte die Eisdecke ihrer geringen Stärke wegen nicht betreten werden. So kam es, daß ich mich diesen Untersuchungen nicht in dem Maße widmen konnte, wie ich ursprünglich beabsichtigt hatte. Aus den Zählungsergebnissen vom 1./II. 1912 (Tab. XXII) geht deutlich hervor, daß die leichte Schneedecke nur geringe Veränderungen in der Oberflächen-

Tabelle XXII.

1. II. 1912. 2h p.m. Eisdecke 24 cm, und Schneeschicht von 5 cm Stärke, nebelig.

in 20 Liter,	Oberfläche	1/2 m	1 m	3 m	5 m	7 m
Anuraea aculeata	12600	14860	14390	16380	18690	18730
Triarthra terminalis-maior	110	270	280	240	330	370
Brachionus angularis-bidens	5350	5110	5600	7480	7740	7460
Rotatorien	18060	20240	20270	24100	26760	26560
Diaptomus salinus	70	160	140	240	290	150
Cyclops strenuus	170	150	160	180	210	180
Nauplien	800	830	580	1440	1260	720
Copepoden	1040	1140	880	1860	1760	1050
Bosmina longirostris	—	67	11	—	75	280
Daphnia longispina-galeata	275	233	230	590	610	880
Cladoceren	275	300	241	590	685	1160
Cyclotella hyalina	110600	176250	204250	425200	516250	650000
Cryptomonas erosa	325	260	180	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	1750	1750	3500	3500	7000	7000
(in 10 ccm) Z = Plankton	112675	178260	207930	428700	523250	657000
Temp.: Luftt. + 1,25° C	2,5°	2,5°	2,5°	3,0°	3,25°	3,7°

schicht verursachte. Das 24 cm starke Eis trug eine vom vorhergehenden Tauwetter herrührende dünne Lage wässrigen Schneebrei und darüber 5 cm Neuschnee. Eisdecke + Schneeschicht hatten zum mindesten tiefe Dämmerung, wenn nicht gar völligen Lichtabschluß hervorgerufen. Das Netzplankton zeigte in den oberen Schichten eine fast gleichmäßige Verteilung. Das Z-Plankton wurde mit Ausnahme von *Cryptomonas erosa* hiervon nicht berührt. Die Schwächung der Lichtintensität hatte bei diesem Flagellaten ein Verwischen der zonaren Schichtung unter gleichzeitiger Abnahme der Individuenmenge zur Folge. Ansammlungen der Planktonten um Eislöcher, wie FRANCÉ vom Balatonsee beschrieben hat, konnten von mir nicht konstatiert werden.

Mechanische Einflüsse.

Endlich möchte ich noch den Einfluß mechanischer Kräfte, Wind und Wellen, sowie denjenigen des Gasgehaltes des Seewassers auf die Vertikalverteilung des Planktons in meinem Gewässer einer kurzen Erörterung unterziehen. Der Mansfelder See ist ungehindert den häufigen West- und Südwestwinden ausgesetzt, die mitunter ganz beträchtliche Wellen erzeugen können. Die weniger zahlreichen Nordwest- und Ostwinde wirken auf die Wasserbewegung geringer ein, weil die den See umgebenden Höhen sich schützend davorstellen. FRANCÉ hat am Balatonsee in Ungarn zuerst den Einfluß der Witterungsverhältnisse auf die vertikale Verteilung des Planktons beobachten können. Er äußerte sich

Tabelle XXIII.

1. VII. 1912. Heftiger Sturm; etwa $1/2$ m hohe Wellen.

(in 20 Liter)	Oberfläche	$1/2$ m	1 m	3 m
Anuraea aculeata	53	267	875	980
Polyarthra platyptera	53	160	1665	2260
Rotatorien	106	427	2540	3240
Diaptomus salinus	360	920	2150	2610
Cyclops strenuus	107	213	610	580
Nauplien	600	1140	2560	2830
Copepoden	1067	2273	5320	6020
Bosmina longirostris	80	160	1490	1140
Daphnia longispina-galeata	520	960	1450	1680
Diaphanosoma brachyurum	10	64	100	107
Cladoceren	610	1184	3040	2927
(in 20 Liter) Netz-Plankton	1783	3884	10900	12187
(in 10 ccm) Z-Plankton	74100	85600	79200	83800

derart, daß bei heftigem Winde und langandauerndem Regen die Planktonorganismen sich in größerer Anzahl in tieferen Schichten befanden als in den oberen, daß dagegen bei sehr starkem Sturm und Gewitterregen die Verteilung ziemlich gleichmäßig war. WOLTERECK gibt der Möglichkeit Ausdruck, daß das Absinken der pelagischen Tiere bei bewegter Wasseroberfläche auf eine Empfindlichkeit derselben gegenüber plötzlichen Gleichgewichtsänderungen zurückzuführen ist, sodaß eine Durchmischung der Wasserschichten infolge der durch die Bewegung hervorgerufenen Strömungen hier weniger mitspielt. Diese Beobachtung konnte ich ebenfalls, allerdings nur bei heftigem Sturme, bestätigt finden. Starker Regen und leichtere Wellenbewegung vermochten bei Rotatorien, Cladoceren und dem Z-Plankton eine gleichmäßigere Verteilung in der Oberflächenschicht herbeizuführen, nur *Diaptomus* und *Cyclops* veranlaßten sie, sich in 2—4 m mehr zu häufen. Die diesbezüglichen Zahlenwerte sind in Tabelle XXIII, S. 608, enthalten.

Einfluß des Gasgehaltes.

BURCKHARDT hat zuerst auf diesen Faktor zur Erklärung des nächtlichen Andranges der Planktozoen an die Oberfläche in den Alpenseen hingewiesen. Die stärkere Anhäufung von Kohlendioxyd in den tieferen Schichten soll die Tiere zwingen, dieselben zu verlassen und die Oberflächenregionen aufzusuchen. LOEB nimmt ebenfalls an, daß das Kohlendioxyd die Ursache der Crustaceenwanderung sei. Er konnte im Experiment die Beobachtung machen, daß CO_2 bei *Cyclops* und *Daphnia* positiven Heliotropismus hervorrief und folgerte daraus, daß der Verbrauch dieses Gases an der Seeoberfläche durch die Algen die genannten Kruster negativ heliotropisch mache und so die tägliche Wanderung veranlasse.

Dagegen ist BIRGE der Ansicht, daß im Madison Lake, wo ähnlich wie im Mansfelder See nur eine geringe tägliche, aber ausgesprochene jahreszeitliche Wanderung des Planktons ausgebildet ist, in erster Linie der Sauerstoff es ist, der diese ungleiche Verteilung bedingt. In neuerer Zeit erst sind Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Sauerstoffgehalt des Seewassers und Planktonverteilung aus den dänischen Seen bekannt geworden.

Das von mir untersuchte Gewässer bietet seiner geringen Tiefe wegen für ein Studium dieser Verhältnisse ein ungünstiges Versuchsobjekt dar. Was den Gasgehalt und seine Beziehung zur Vertikalverteilung des Tierplanktons anbetrifft, so kann ich mich nur auf die von Herrn Dr. WAGLER gleichzeitig mit meinen Fängen am 26. Sep-

tember 1912 ausgeführten analytischen Bestimmungen stützen. Dem Seewasser fehlte zu dieser Zeit jede Spur von freier Kohlensäure, da nach Zusatz von Phenolphthaleïn sofort Rotfärbung eintrat. Dieselbe alkalische Reaktion konnte in den Nachtproben beobachtet werden. Sämtliches Kohlendioxyd kam gebunden an Alkalien vor (näheres hierüber siehe Kapitel: Chemisches Verhalten des Seewassers). Ein großer Teil des Gases wurde wahrscheinlich sofort nach dem Auftreten von dem reichhaltigen pflanzlichen Plankton verbraucht. Trotzdem konnte ich in dem Nachtfang (siehe Tab. XVIII) dieselbe geringe Wanderung des Netzplanktons innerhalb der Oberflächenschicht feststellen. Dieser Befund spricht in gewissem Sinne gegen LOEBS und BURCKHARDTS Hypothese.

Der Sauerstoffgehalt des Seewassers wies in der Tiefe von 4 m bis zum Grunde, sowie auch in der $^1/_2$—1 m Zone geringere Werte auf. Letztere Differenz erklärt sich leicht durch die meteorologischen Verhältnisse. Der gleiche Unterschied war zwischen den Buchten und dem freien Wasser vorhanden. Er war hier nicht so bedeutend ausgebildet, weil der See bereits in die Periode der Herbstcirculation eingetreten war. Daß im Sommer nach meinen Fangergebnissen ein größerer Einfluß dieses Gases auf die Verteilung in den litoralen Gebieten vorhanden ist, muß als sehr wahrscheinlich angenommen werden.

Für die Verschiedenartigkeit der vertikalen Verteilung des Netzplanktons kann der O-Gehalt meiner Meinung nach in diesem Gewässer nur indirekte Bedeutung haben. Derselbe wirkt in erster Linie mit auf die Entwicklung des Phytoplanktons ein und dieses erst auf die Verteilung. Meine Feststellungen über die Periodizität des Z-Planktons haben, wie bereits erläutert, ergeben, daß es seine höchste Entfaltung zur Zeit der Frühjahrs- und Herbstcirculation des Wassers, welche gleichzeitig eine Anreicherung sämtlicher Wasserschichten an Sauerstoff herbeiführen, erlangte.

Auch in tieferen Seen wird diesem Gase nur indirekte Bedeutung für die vertikale Verteilung des Planktons beizumessen sein. SCHICKENDANTZ konnte im Sacrowersee bei Potsdam in den Tiefenschichten im Sommer ein beträchtliches Defizit an Sauerstoff feststellen. Es war eine Folge der Sommerstagnation des Wassers. Die täglichen und periodischen Konvektionsströmungen erstrecken sich zu dieser Zeit nur auf einen geringen Teil der Wassersäule, wodurch den darunterliegenden Regionen kein Sauerstoff zum Ersatz zugeführt werden kann. Nach meinen früheren Darlegungen sind die Konvektionsströme zugleich als Nahrungsströme aufzufassen. Infolgedessen wird in diesen Schichten,

die allein auf zugeführte Nahrungsmengen angewiesen sind, weil eine Entwicklung der Algen infolge der geringen Lichtintensität hier sehr langsam vor sich geht und meistens sogar ausgeschlossen ist, ein Mangel an Nahrung herrschen. Die Planktonten werden also gar nicht veranlaßt, sich in diesen sauerstoffarmen Gebieten, die sie ja ohnehin meiden würden, aufzuhalten oder dieselben aufzusuchen.

Zusammenfassung: Die Vertikalverteilung des Netzplanktons müssen wir in flachen, planktonreichen Seen in ihren Ursachen auf das Licht, die Nahrung und auf die durch die Wellenbewegung hervorgerufenen mechanischen Erschütterungen der Wasseroberfläche zurückführen. Als Hauptfaktor für die periodische bzw. jahreszeitliche Vertikalverteilung kommt die Nahrung, für die täglichen Wanderungen das Licht und die mechanischen Reize in Betracht. Letztere machen sich nur innerhalb der Oberflächenschicht bemerkbar. Dasselbe gilt im Mansfelder See auch von der Wirkungsweise des Lichtes. Infolge der geringen Transparenzwerte des Seewassers spielt der Einfluß des Lichtes hier nur eine unscheinbare Rolle. Es handelt sich in diesem Wasserbecken nicht um ein Aufsteigen oder Aufdrängen gewisser Planktonten zur Oberfläche während der Nacht, wie es in den tiefen Seen (auch von mir durch Netzfänge im Vierwaldstätter- [Schweiz] und Comersee [Italien]) beobachtet worden ist, sondern einfach um eine zonare Ausgleichung innerhalb der unter dem Einflusse des Lichtes durch Zurückweichen des Netzplanktons tagsüber entstandenen individuenärmeren Oberflächenzone und der darunterliegenden Schicht.

Was die periodischen Verteilungsverhältnisse angeht, so ist durchaus nicht der Fall, daß die Tiere der Nahrung nachjagen oder bestimmte Z-Planktonten bevorzugen, sondern es ist so, daß einfach diejenigen Wasserschichten, welche die meisten Nähralgen besitzen, diesem günstigeren Nahrungsgehalte entsprechend, eine reichere Planktonfauna produzieren können, vorausgesetzt, daß die Lichtwirkung nicht zu groß ist, um einen Aufenthalt der Planktonten dort zu vereiteln. Je größer der Unterschied in der Nahrungsdichte der einzelnen Regionen ist, um so größere Differenzen ergeben sich, wobei ferner noch die Entwicklungsdauer und die schnellere oder langsamere Vermehrungsfähigkeit der verschiedenen Zooplanktonspezies von ausschlaggebender Bedeutung ist. Die Temperatur kommt für die vertikale Verteilung direkt nicht in Frage.

Es stehen somit meine Resultate im Gegensatze zu denen RUTTNERS, welcher eine Änderung der Verteilung allein auf den Einfluß des Lichtes zurückführt und im Gegensatze zu denen DIEFFENBACHS, der nur das Z-Plankton für die zonare Schichtung des tierischen Planktons verantwortlich macht und eine direkte Einwirkung des Lichtes ausschaltet. Meine Befunde haben für mitteltiefe Flachlandgewässer eine Kombination beider Ansichten ergeben.

Es kann sehr leicht möglich sein, daß in Teichen die Intensitätsoptima der Lichteinwirkung auf das Netzplankton und auf die Nahrung zusammenfallen. In tiefen Seen mit großer Transparenz dagegen wird dem Lichte die größere Bedeutung zukommen müssen. Über diese Verhältnisse werden die Untersuchungen des Herrn LANTZSCH Aufschluß bringen, die von ihm am Zuger See angestellt worden sind.

Für den Mansfelder See besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Verteilung des Netzplanktons und der Nahrung, und außerdem haben das Licht und die Wellenbewegung einen direkten Einfluß auf die Verteilung.

Jedenfalls wird sich allmählich die Ansicht Bahn brechen müssen, daß die Vertikalverteilung des Planktons im eigentlichen Grunde eine rein biologische, durch die Nahrung bedingte Erscheinung ist, deren Verlauf in den oberen Schichten durch die Einwirkung des Lichtes und mechanische Einflüsse bestimmt wird. Eine einseitige Betrachtung der physikalischen Faktoren oder der Nahrung kann hier leicht zu Trugschlüssen führen und den wahren Sachverhalt verschleiern. Die täglichen Wanderungen sind in Übereinstimmung mit den Ansichten der älteren Forscher in der Hauptsache als ein durch das Licht veranlaßter Prozeß aufzufassen.

FRANZ, der neuerdings diese phototaktischen Wanderungen verwirft und sie auf Grund von Experimenten als Fluchterscheinung der Planktontiere gegenüber den Fanggeräten erklärt, muß ich entgegnen, daß alle meine Beobachtungen auf das Entschiedenste dahin geführt haben, die vertikale tägliche Wanderung zu bestätigen. Dafür spricht die Tatsache, daß ich in meinen sämtlichen Nachtfängen dieselbe Anzahl von Copepoden wie in den betreffenden Tagfängen habe erbeuten können, während Rotatorien und Cladoceren beständig höhere Werte aufwiesen (Tab. XVII, XVIII und XX, XXI). Es wäre doch sonderbar, wenn die zu den schnellsten Bewegungen befähigten Tiere vor der Trichteröffnung des Schlauches am Tage nicht entweichen würden.

3. Bedeutung des Zentrifugenplanktons für den Planktonertrag der Gewässer.

Aus fischereiwirtschaftlicher Bedeutung hat die Charakterisierung der Beziehung des Z-Planktons zu dem Gesamtplanktonertrag der Gewässer großes Interesse. Das Z-Plankton stellt in seiner Körpersubstanz die gesamte Menge der organischen Stoffe dar, die dem Netzplankton als Nahrung dient, welches seinerseits die Hauptnahrung der jungen Fischbrut und auch der erwachsenen Fische abgibt. Die Fruchtbarkeit eines Gewässers ist nach diesen Tatsachen über den Stoffwechsel der Planktonorganismen als eine direkte Funktion der Masse seines Z-Planktons zu betrachten.

Diese Urnahrung des Planktons besteht in der Hauptsache aus chlorophyllbesitzenden Algen, die ihren Nahrungsbedarf teilweise durch Assimilation decken, teilweise aber auch auf die anorganischen und organischen Verbindungen angewiesen sind, welche das Wasser gelöst enthält, wenigstens begünstigen dieselben nach meinen Beobachtungen in Kulturen ihre Entwicklung. Soll demnach die Produktionsfähigkeit eines Gewässers erhöht werden, so muß man in erster Linie bestrebt sein, ihm derartige Verbindungen in irgend einer Form zuzuführen. Man muß sich aber bei Hinzufügung von in Zersetzung begriffenen Substanzen vor einer zu starken Konzentration organischer Nährstoffe hüten. Sie veranlassen zwar eine gewaltige Entwicklung der Kleinalgen, rufen aber infolge zahlreicher Fäulnisprozesse eine zu große bakterielle Sauerstoffzehrung und gewisse chemische Stoffe hervor, die auf die Entfaltung des Netzplanktons ungünstig wirken. Nähere Untersuchungen hierüber müssen wir den fischereiwissenschaftlichen Versuchsanstalten überlassen.

Im Mansfelder See sind, wie die vorangegangenen Ausführungen ergeben haben, überaus günstige Verhältnisse für eine reiche Entwicklung planktonischer Fischnahrung vorhanden[1], anders im Bindersee, der im Vergleich zu seinem Nachbarsee weit planktonärmer zu nennen ist. Es ist nun interessant, zu sehen, wie hier ein

[1] Hieraus resultiert auch eine reiche Fischfauna. Sie besteht in der Hauptsache aus *Esox Lucius* L., *Cyprinus carpio* L., *Perca fluviatilis* L., zahlreichen *Leuciscus*-Arten und dem künstlich in den See eingesetzten *Anguilla vulgaris* L., während der für seichte schlammige Gewässer typische Fisch *Tinca vulgaris* Cuv. hier nie gedieh. Der Ertrag könnte noch weit ergiebiger sein, wenn weniger Raubfang getrieben und für Anlegung geeigneter Laichplätze gesorgt würde. — Der Bindersee wird nach seinem Fischbestande im Gegensatz zum Mansfelder See unter die Gewässer von bedeutend geringerer Produktivität gerechnet.

Tabelle XXIV.

Sämtliche Fänge aus 1 m Tiefe.

Zeit	Rotatorien		Copepoden		Cladoceren		(in 20 Liter) Netz-Plankton		(in 10 ccm) Z-Plankton	
	Mansf. See	Binder See	Mansf. See	Binder See	Mansf. See	Binder See	Mansf. See	Binder See	Mansf. See	Binder See
1912										
12. Februar	18190	190	2320	73	2840	2	23350	265	375100	5200
18. März	15480	1950	4910	250	850	10	21240	2210	91800	1400
23. April	17090	120	14720	5520	3390	—	35200	5640	423000	9100
18. Mai	25050	2080	1410	250	53570	200	80030	2530	27000	41000
4. Juni	36	45900	5150	3140	18410	1700	23590	50740	51900	99000
19. »	20750	18310	3670	1200	2300	270	26720	19780	156000	70300
3. Juli	2540	4260	3630	570	2110	960	8280	5790	85600	12000
20. »	4050	3190	6210	2050	4370	4210	14630	9450	15000	6800
6. August	1760	19910	3700	380	9840	2180	15300	22470	12000	77600
13. September	9350	13220	1520	1150	9470	440	20340	14850	34000	25700
20. Oktober	9480	6540	1950	870	7810	120	19240	7530	59100	3900
16. November	9620	89	1440	110	10360	3	21420	202	332100	1200
15. Dezember	11360	73	1570	90	4300	—	17230	163	160300	1800
							326570	**137820**	**1822900**	**355000**

Mangel an Nahrungsproduzenten einen solchen der Nahrungskonsumenten im Gefolge hat, wie direkt die Zusammensetzung des Z-Planktons auf einen geringen Planktonreichtum schließen läßt und so die planktonische Eigenart eines Gewässers in quantitativer Hinsicht bedingt. Die Zusammenstellung (Tab. XXIV, S. 614) liefert die entsprechenden Resultate.

Am auffallendsten kommt dieser quantitative Unterschied in den Winterfängen zum Ausdruck. Während im Mansfelder See ein reicher Fortbestand von Z-Plankton die Überwinterung und sogar das Auftreten von Maxima gewisser Tierspezies ermöglicht, ist das planktonische Leben im Bindersee zu dieser Zeit auf ein Minimum beschränkt. Letzterer weist dieselben natürlichen Lebensbedingungen auf wie der größere See (vgl. chemisches Kapitel des Seewassers). Die Faktoren, die diese geringere Nahrungsmenge bewirken, sind durch die Art der Zentrifugenalgen gegeben.

Apstein ist der erste gewesen, der es versucht hat, die Seen nach ihrer Planktonproduktion einzuteilen. Er unterscheidet Chroococcaceen-Seen und Dinobryon-Seen. Die ersteren sind reich, die letzteren arm an Plankton. Dies ist eine Gruppierung nach ganz äußerlichen Merkmalen, wobei nur die Menge des Gesamtplanktonvolumens berücksichtigt wurde. Man hat nun diese beiden Charaktertypen ohne weiteres auch auf das quantitative Vorkommen des animalischen Planktons in Anwendung gebracht. Im Laufe der Zeit hat sich aber vor allem durch die verbesserten Methoden der Planktonbestimmung herausgestellt, daß viele Seen nicht in dieses System passen.

Da wir jetzt über die Ernährungsverhältnisse der Planktozoen aufgeklärt und ihre Nahrungsorganismen uns qualitativ und quantitativ zugängig sind, ein Nahrungswert der Hauptchroococcaceengruppe *Microcystis* und von *Dinobryon* dem Volumen nach nicht in Betracht kommt, so ist wohl auf Grund der Vergleichsergebnisse vom Mansfelder See und Bindersee gerechtfertigt, eine biologische Qualifikation der Seen betreffs ihrer Planktonproduktion nach dem Z-Plankton vorzunehmen und zwischen

Z-planktonarmen Seen und

Z-planktonreichen Seen

zu unterscheiden. Ein See ist umso ärmer an tierischem Plankton, je geringer seine Z-Planktonfauna entwickelt ist, und umgekehrt spielt nur dort, wo das Z-Plankton bedeutend dominiert, auch ersteres quantitativ eine größere Rolle. Da bis jetzt noch kein andrer See in dieser Beziehung genauer untersucht

worden ist und mir deshalb in der Literatur keine Resultate zum Vergleiche vorliegen, so ist vorderhand noch nicht möglich, eine speziellere Klassifikation anzugeben. Man muß damit warten, bis weitere eingehende Beobachtungen über den Nahrungshaushalt andrer Wasserbecken veröffentlicht werden.

Auch die einzelnen Gewässertypen weisen nach den bisherigen Untersuchungen eines Teiches (Lauerscher Teich bei Leipzig), mitteltiefen Flachlandsees (Mansfelder See) und tiefen Alpensees (Zugersee, nach persönlichen Mitteilungen von Herrn LANTZSCH) beträchtliche Unterschiede in den Konstituenten der Nahrungsorganismen auf. Die Quantität von Z- und Netzplankton steht aber unter Berücksichtigung des Nahrungswertes der jeweilig vorhandenen Kleinalgen in einem für die betreffenden Tiergruppen annähernd übereinstimmend gestalteten Verhältnis. Hierdurch wird die Bedeutung, welche das Z-Plankton im Leben der Gewässer hat, am besten charakterisiert.

Je größer ein Wasserbecken ist, umso ärmer ist die Chlorophyceen- und Schizophyceenflora. Umgekehrt spielen Bacillariaceen im Z-Plankton von Teichen eine unbedeutende Rolle, und an ihre Stelle treten in der Hauptsache saprophytische Formen. Den Übergang zwischen diesen beiden Gewässertypen bilden die Seen mit Teichcharakter, für die das Vorhandensein von wasserblütebildenden Algen von Wichtigkeit ist. Alle diese Verschiedenheiten lassen sich in erster Linie auf den verschiedenen Gehalt des betreffenden Mediums an organischen Nährstoffen in gelöster Form zurückführen.

Wesentlich werden hierbei diejenigen Wasseransammlungen abweichen, deren Wasser sich noch durch besondere chemische Merkmale auzeichnet, z. B. die durch reiche Entwicklung von Humussäuren charakterisierten Torfmoore, die durch besondere organische Beimengungen künstlicher Art verunreinigten und die salzhaltigen Gewässer. Sie werden hinsichtlich ihres Z-Planktons ganz andre Existenzbedingungen zu bieten vermögen. Der Beweis ist für schwach salzhaltige Gewässer in dem Mansfelder See erbracht.

Wie jedes Gewässer hinsichtlich seiner Nahrungskomponenten als eine Individualität aufzufassen ist, lehrte mich als Beispiel der Mansfelder See, Bindersee und Kernersee. Obwohl bis vor wenigen Jahren diese drei Wasseransammlungen noch in direkter Verbindung gestanden haben, so zeigte doch jede eine andere Z-Planktonflora. Der Bindersee hatte im Vergleich zum größeren See in der Hauptsache sperrige und gallertige Formen, die bei diesem in der Minderheit vorhan-

den waren oder ganz fehlten: *Scenedesmus obliquus* Kg., *Gomphosphaera lacustris* Chod., *Coelosphaerium microporum* Naeg., *Closterium lunula* Nitzsch., *Sphaerocystis Schroeteri* Chod., *Peridinium cinctum* Ehrbg., *Anabaena flos aquae* Bréb.; *Cyclotella hyalina* und *Microcystis* wurden hier nie, *Cyclotella Meneghiniana* und *Scenedesmus quadricauda* höchst selten angetroffen.

Reichhaltiger als das Z-Plankton des Bindersees war dasjenige des kleineren Kerrnersees. Es zeichnete sich durch zahlreiche Arten von Chlorophyceen, besonders *Chlamydomonas gigantea* Dill. aus, ferner dominierten hier auffallenderweise die größeren Bacillariaceen, *Diatoma tenue* var. *elongatum* Grun. und *Asterionella formosa* Hass.

Als ein wichtiger Umstand bei der Beurteilung der Planktonnahrung eines Gewässers darf deshalb vor allem der ausnutzbare Nährwert nicht außer acht gelassen werden, den die vorhandenen Organismengruppen repräsentieren.

Eine genaue Lösung der in diesem Kapitel berührten Fragen der Süßwasserökologie müssen wir selbstverständlich dem weiteren Studium des Z-Planktons anheimstellen[1]. Durch die Zentrifuge wird uns die mannigfach komplizierte Biologie der Lebewelt unsrer Gewässer in immer weiteren Punkten erschlossen werden.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Mansfelder See.

Zusammenfassung der hydrographischen Daten.

Geographische Lage: Größtes Binnengewässer Mitteldeutschlands, im südwestlichen Teile der Provinz Sachsen, zwischen 51° 29′—30′ n. Br. und 29° 18′—22′ ö. L., 92,9 m ü. M.

Hydrologische Verhältnisse: Seeoberfläche 2,5 qkm, Länge 5 km, größte Breite 800 m. Pegelschwankungen gering. Flußgebiet der Saale, zur Zeit aber gänzlich isoliert. Zuflußbäche: Böse Sieben vom Unterharz und der Stollen; früherer Abfluß durch den Mühlbach nach der Weida und durch den Graben nach dem Bindersee.

Relief der Seewanne: Langgestreckte, flache Mulde von einförmiger Ufergestaltung. Wasserbecken in biologischer Hinsicht eine Einheit. Maximale Tiefe 7 m, an der breitesten Stelle vor Aseleben; mittlere Tiefe etwa 4,5 m. Seeboden von gleichmäßig-ebener Beschaffen-

[1] Der Verfasser beabsichtigt, im Laufe der nächsten Jahre einen diesbezüglichen Beitrag über die ökolog. Verhältnisse in einigen kleineren Gewässern der näheren und weiteren Umgebung von Leipzig zu liefern.

heit, Untergrund in der Hauptsache ein tonig-mergeliger, an organischen Beimengungen reicher Schlammabsatz von mehreren Metern Stärke.

Vergleich der Messungen 1912 mit den von ULE 1887 ausgeführten Lotungen ergibt eine Tieferlegung des Wasserspiegels um 0,80 m infolge der Veränderungen der Grundwasserverhältnisse, welche in der Umgebung des Sees durch die Trockenlegung des benachbarten Salzigen Sees im Jahre 1894 herbeigeführt wurden.

Entstehung des Sees: Nach ULE ein altes Flußtal, dessen Boden sich infolge der Auslaugung der unterteufenden Zechsteinschichten teilweise gesenkt hat, in dem möglicherweise aber auch eine jüngere Bodenbewegung das Wasser aufgestaut hat.

Temperaturverhältnisse: Temperierter See. Sprungschicht nur im Hochsommer ausgebildet. Temperaturperioden 1912:

Winterstagnation	(Januar bis Mitte Februar)
Frühjahrscirculation	(Februar bis Ende Mai)
Sommerstagnation	(Ende Mai bis Ende Juli)
Herbstcirculation	(August bis November)
Winterstagnation	(Dezember bis Anfang Februar 1913.)

Transparenz:

Maximum im Oktober 1912	= 1,60 m
Minimum im April 1912	= 0,30 m
Jährliche Transparenzschwankung 1912 im Mittel	= etwa 1 m.

Verlauf der Transparenz in bedeutender Abhängigkeit von der Quantität des Z-Planktons. Thermische Schichtung des Wassers und Netz-Planktonmenge waren ohne wesentlichen Einfluß.

Farbe: Das Seewasser wies einen schmutzig-grünen, in bräunlich übergehenden Grundton auf. Gewisse jahreszeitliche Färbungsnüancen wurden durch die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Z-Planktons bedingt.

Chemisches Verhalten: See mit abnormem Salzgehalt des Wassers. Dieser ist im Laufe der Zeit beträchtlichen Schwankungen unterworfen gewesen. Er beträgt noch reichlich 0,1 %. (Abdampfrückstand in 1 l Seewasser Oktober 1912 = 1027 l/mg [gefundener Durchschnittswert], 1116 l/mg [berechneter Durchschnittswert] nach WITTMANNS Analysen). Den Hauptanteil haben Na′, Ca″, Mg″, Cl′ und SO_4'' Ionen. Der Salzgehalt ist auf Auslaugungsprozesse des Wassers auf das unterlagernde Gestein, im wesentlichen aber auf früher eingeleitete stark salzhaltige Stollenwässer zurückzuführen. Er ist gleich-

mäßig über den See verteilt und wies innerhalb der einzelnen Jahreszeiten nur unwesentliche, durch meteorologische Verhältnisse bedingte Schwankungen auf.

Zusammenfassung der biologischen Ergebnisse.

Litoral- und Bodenfauna: Makrophytische Uferflora nur durch *Phragmites communis Tr.* vertreten, eine Wasserpflanzenzone fehlt. — Diese gering entwickelte Litoralflora hat eine nur wenig reichhaltige Litoralfauna zur Folge. Interessant ist das zahlreiche Vorkommen der Chydoride *Leydigia Leydigii* (SCHÖDLER) und des Brackwasserpolypen *Cordylophora lacustris* (Allm.). — Bodenfauna spärlich entfaltet.

Planktologische Charakterisierung des Sees.

Netzplankton.

Anklänge an die Brackwasserfauna sind vorhanden: Geringer Artenreichtum bei auffallend hohen Individuenzahlen. Zusammensetzung: 9 Rotatorien, 3 Copepoden und 5 Cladoceren (17 Arten). Dadurch, daß viele Organismen fehlen, welche in allen flacheren norddeutschen Seen vorkommen, nimmt der Mansfelder See diesen gegenüber eine gewisse Sonderstellung ein. Charakteristisch für ihn ist das Auftreten des *Diaptomus salinus* (Daday), einer *Daphnia longispina* (O. F. M.) var. *longispina-galeata*, die der *D. longispina* var. *cucullata* (G. O. Sars) sehr nahe steht, und der *Triarthra terminalis* (Plate) var. *maior* nov. var., die sich von *Triarthra terminalis* (Plate) in der Größe unterscheidet.

Periodizitätsanomalien: *Triarthra terminalis* var. *maior* nov. var. war Winterform, *Cyclops Leuckarti* und *Diaphanosoma brachyurum* bevorzugten auch in diesem Gewässer die Sommermonate. *Cyclops strenuus* war hier auch im Sommer zahlreich vorhanden, während *Brachionus pala*, *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna brightwelli* nur wenige Wochen im Plankton auftraten.

Pelagische Rhizopoden und Ciliaten außer *Codonella lacustris* (Entz.) von untergeordneter Bedeutung.

Zentrifugenplankton.

Die Z-Algen wiesen infolge des Salzgehaltes geringe Artenzahl, dafür enorme Individuenmengen auf. Zusammensetzung: 3 Flagellaten, 2 Schizophyceen, 7 Chlorophyceen, 5 Bacillariaceen, 1 Conjugate (18 Arten). Zwei neue Spezies konnten konstatiert werden: *Cyclotella hyalina* nov. spec. (Winterform) und *Pleurococcus punctiformis*

nov. spec. (Juni). Im Frühjahr bildeten die Entwicklungsstadien von *Microcystis aeruginosa* und einer neuen Varietät dieser Alge *Microcystis aeruginosa* var. minor nov. var. die Hauptnahrung des Netzplanktons. Die Entwicklungsstadien dieser Schizophyceen sind durch die Zentrifuge hier zum ersten Male nachgewiesen worden. Sie haben gezeigt, daß *Microcystis* sich nicht auf dem Grunde, sondern pelagisch entwickelt. Die Maxima der Z-Planktonten fielen in die Periode der Frühjahrs- und Herbstzirkulation des Wassers.

Betreffs des Nahrungswertes der einzelnen Algen für das tierische Plankton spielt die Größe eine bedeutende Rolle. Sperrige Formen, sowie Individuen mit größerer Gallerthülle, z. B. die wasserblütebildenden *Microcystis*-Kolonien, kommen als Nahrung nicht in Betracht.

Das Phytoplankton dieses Sees weicht von den bisher bekannt gewordenen Planktontypen größerer norddeutscher Gewässer durch das Fehlen der dort dominierend auftretenden Bacillariaceen *Melosira, Fragilaria*, *Asterionella*, ferner von *Dinobryon* und der Peridineen *Ceratium* und *Peridinium* ab. Das schwach salzhaltige Wasser begünstigt wahrscheinlich in den Sommermonaten die Entwicklung einer üppigen *Microcystis*-Wasserblüte.

Botryococcus Braunii war im Frühjahr und Herbst im Plankton anwesend.

Hauptergebnisse über die Beziehungen zwischen dem Zentrifugen- und Netzplankton.

1. Das gesamte tierische Plankton der pelagischen Zone eines Sees ist an das Vorhandensein geformter Nahrung gebunden. Die Quantität des Zentrifugenplanktons bestimmt direkt die Quantität der Rotatorien, Cladoceren und Copepoden. Es wird uns dadurch das biologische Moment des Wechsels der tierischen Planktonschar eines Gewässers erklärt. Ein Einfluß der Temperatur kommt hierbei nicht in Betracht.

Innerhalb dieser drei Tiergruppen ist ein gegenseitiger starker Konkurrenzeinfluß vorhanden. Die schwächeren Organismen (Rotatorien) müssen den stärkeren (Cladoceren und Copepoden) in dem Kampfe um die Nahrung weichen, da sie ein Anwachsen der Nahrungskonkurrenten nicht verhindern können.

2) Die Horizontalverteilung des Z- und Netzplanktons ist in allen Teilen der pelagischen Zone des Mansfelder Sees vollkommen gleichmäßig. Die freie Wasserzone der Buchten zeigte im Sommer trotz der

größeren Mengen an Z-Plankton eine beträchtliche Abnahme der pelagischen Planktonten. Die Gründe für dieses Verhalten sind in den durch bakterielle Fäulnisprozesse und durch Wucherung pflanzlicher und tierischer Saprobien hervorgerufenen ungünstigen Lebensbedingungen zu suchen.

Die Vertikalverteilung der pelagischen Planktozoen ist in einem flachen, planktonreichen See von der Nahrung, dem Lichte und den mechanischen Einwirkungen auf die Oberflächenschicht (Wellenbewegung) abhängig.

Z- und Netzplankton zeigten die gleiche Vertikalschichtung.

Die jahreszeitliche oder periodische Vertikalverteilung beider Planktongruppen war im Laufe des Jahres einem bestimmten Wechsel unterworfen. Das Hauptmaximum von Netz- und Z-Plankton befand sich im Sommer dicht an der Oberfläche und wurde im Winter nach der Tiefe verlegt. In den Übergangsjahreszeiten war eine mehr gleichmäßige Verteilung in der ganzen Wassersäule vorhanden.

Für diese Verteilung des Zooplanktons ist in Seen geringer Transparenz die Nahrungsschichtung in erster Linie verantwortlich zu machen. Die Copepoden verhielten sich hierbei indifferent.

Das Z-Plankton ist in seiner biologischen Schichtung von den thermischen Verhältnissen des Wassers und von dem Lichte abhängig, insofern als letzteres die Entwicklung dieser Nahrungsorganismen begünstigt. Diese Klein-Algen wiesen keine Wanderung auf.

Es ist durchaus nicht der Fall, daß die Planktozoen der Nahrung nachjagen oder bestimmte Z-Planktonten bevorzugen, sondern es können einfach diejenigen Schichten, natürlich nur von größerer Ausdehnung, eine reichere Planktonfauna entwickeln, welche die meisten Nähralgen besitzen, vorausgesetzt, daß die Lichtintensität nicht zu groß ist, um einen Aufenthalt der Tiere dort zu verhindern.

Die tägliche Wanderung des tierischen Planktons wird durch den Lichtwechsel veranlaßt, außerdem aber durch mechanische Reize (Wellenbewegung) beeinflußt. Es konnte im Mansfelder See des Nachts nie ein Aufsteigen oder Aufdrängen der Planktonten zur Oberfläche, sondern nur eine zonare Ausgleichung innerhalb der Oberflächenschicht beobachtet werden. Die erwachsenen Copepoden zeigten gegenüber einem Wechsel der Lichtintensität die geringste Reaktion.

3) Der Planktonertrag der verschiedenen Gewässer ist in höchstem Maße von der Quantität und Qualität des Z-Planktons abhängig.

Leipzig, im Juli 1913.

Literaturverzeichnis.

Bedeutung der Abkürzungen.

Int. Rev. usw. = Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie (WOLTERECK).

Plöner Ber. = Forschungsberichte der Biol. Station Plön (ZACHARIAS).

Archiv usw. = Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde (ZACHARIAS).

B. AMBERG, Optische und thermische Untersuchungen des Vierwaldstätter Sees. Mitt. d. naturf. Gesellschaft Luzern. Hft. 4. 1903/04[1].

*O. AMBERG, Beiträge zur Biologie des Katzensees. Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesellsch. Zürich. Bd. XLV. 1900.

— Biologische Notiz über den Lago di Muzzano. Plöner Ber. 1903.

H. AMMANN, Physikalische und biologische Beobachtungen an oberbayrischen Seen. Inaug.-Diss. der Kgl. Techn. Hochschule zu München 1912.

*C. APSTEIN, Quantitative Planktonstudien im Süßwasser. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892.

— Vergleich der Planktonproduktion in verschiedenen holsteinischen Seen. Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., 1894.

* — Das Süßwasserplankton. Methode u. Resultate der quantit. Untersuchung. Kiel u. Leipzig 1896.

A. ARTARI, Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XL. 1904 u. Bd. XLIII, 1906.

O. AUFSESZ, Die physikalischen Eigenschaften der Seen. Die Wissenschaft. Hft. 4. Braunschweig 1905.

H. BACHMANN, Die Planktonfänge mittels der Pumpe. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

* — Das Phytoplankton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstätter Sees. Jena 1911.

*W. BALLY, Der Obere Zürichsee. Beiträge zu einer Monographie. Archiv usw. Bd. III. 1907.

*V. BAUER, Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Centralbl. Bd. XXIX. 1909.

*H. BEHRENS und A. MERZ, Aus dem Institut für Meereskunde in Berlin. Int. Rev. usw. 1911. (Notiz.)

W. BENECKE, Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen, auf Grund von Versuchen über die Bedingungen der Zygotenbildung bei Spirogyra communis. Intern. Revue usw. Bd. I. 1908.

D. BERGENDAL, Beiträge zur Fauna Grönlands. Acta universit. Lundensis 1891—92.

A. BIRGE and CH. JUDAY, The Inland Lakes of Wisconsin. The dissolved Gases of the water and their biological Significance. Wisconsin Geolog. and Nat. History Survey 1911. Bulletin Nr. XXII. Scientific Series Nr. 7.

[1] Es werden die Abhandlungen angeführt, die für diese Arbeit in erster Linie in Frage kommen. Die Artikel, die ich mit einem Stern gekennzeichnet habe, sind in der Arbeit erwähnt.

*A. Birge, The vertical distribution of the limnetic crustacea of Lake Mendota. Biol. Centralbl. Bd. XV u. Bd. XVII.

F. Blochmann, Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Hamburg 1895.

F. Brand, Morphologisch-biologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XV. Hft. 1.

*A. Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands. Jena 1909. Hft. 10. Phyllopoda; Hft. 11, Copepoda; Hft. 14, Rotatoria.

V. Brehm, Zusammensetzung, Verteilung und Periodizität des Zooplanktons im Achensee. Separatabdruck aus der Zeitschr. d. Ferdinandeums, Innsbruck. 46. Heft. 1902.

*— Einige Beobachtungen über das Zentrifugenplankton. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910/11.

*A. Brutschy, Monographische Studien am Zuger See. Archiv usw. Bd. VIII. Hft. 1. 1912.

A. Bütschli, Mastigophora. In Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, II. 1. Leipzig 1883—87.

P. Bujor, Contribution à la faune des lacs salés de Roumanie. Ann. scientif. Univ. Jassy. Bd. I. 1900.

*G. Burckhardt, Faunistische und systematische Untersuchungen über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Revue Suisse de Zool. T. VII. 1899.

* — Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees. Mitt. d. naturf. Gesellsch. Luzern. 3. Hft. 1900.

* — Hypothesen und Beobachtungen über die Bedeutung der vertikalen Planktonwanderung. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910/11.

— Zur Kontroverse zwischen Bauer und Loeb über Phototaxis des Planktons. Int. Rev. usw. 1910.

R. Chodat, Les Algues vertes de la Suisse. Bern 1902.

*C. Chun, Über die geographische Verbreitung der pelagisch lebenden Seetiere. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

E. v. Daday, Beitrag zur Kenntnis der Mikrofauna der Natronwässer des Alföldes. Mathem.-naturw. Ber. aus Ungarn. Bd. VIII. 1894.

— Die mikroskopische Tierwelt der Mezöéger Teiche. Természetrajzi Füzetek. T. XV. 1892.

*J. Dakin, Notes on the Alimentary Canal and Food of the Copepoda. Int. Rev. usw. Bd. I. 1908.

*H. Dieffenbach und R. Sachse, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Int. Rev. usw. Biol. Suppl. III. Ser. 1911.

Döderlein, Über die Beziehungen nahe verwandter Tierformen zu einander. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. IV. 1902.

*C. van Douwe, Copepoden von Transkaukasien, Transkaspien und Turkestan. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XXII. 1905.

G. Entz, Beiträge zur Kenntnis des Planktons des Balatonsees. Result. d. Erforsch. d. Balat. 1906.

*B. Eyferth, Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. Braunschweig 1909.

*Ewald, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktion einiger Cladoceren und deren Tropismen. Biol. Centralbl. Bd. XXX.

R. Florentin, Études sur la faune des mares salées de Lorraine. Ann. sc. nat. Zool. T. X. 1899.

*F. A. Forel, Le Léman. Monographie limnologique. T. III. Lausanne 1892—1902.

*— Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie. Stuttgart 1901.

*R. Francé, Zur Biologie des Planktons. Biol. Centralbl. Bd. XIV. 1894.

*V. Franz, Phototaxis und Wanderung. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910.

*T. Freidenfelt, Temperatur- und Gasgehaltsuntersuchungen im See Ören. Mit vorläufigen Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Sauerstoffgehalt und Planktonverteilung. Lunds Universitets Ars-skrift. N. F. Afd. 2. Bd. VIII.

Frenzel, Die biologische Fischerei-Versuchsstation Müggelsee. Zeitschr. f. Fischerei und deren Hilfswissensch. 1895.

*A. Frič und V. Vávra, IV. Die Tierwelt des Unterpočernitzer und Gatterschlager Teiches. (Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens.) Archiv für naturw. Durchforschung von Böhmen. Bd. IX. 1894.

*Fuhrmann, O. Beiträge zur Biologie des Neuenburger Sees. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

R. Gerneck, Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXI. 1907.

R. Gurney, The fresh- and brackish water crustacea of east Norfolk. Trans. of the Norfolk a. Norwich Nat. soc. Bd. VII. 1904.

*O. Guyer, Beiträge zur Biologie des Greifensees mit besonderer Berücksichtigung der Saisonvariation von Ceratium hirundinella. Archiv usw. 1910.

W. Halbfasz, Der Arendsee in der Altmark. Mitt. des Ver. für Erdk. zu Halle a.S. 1896.

E. Haeckel, Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora. 1890.

— Planktonstudien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXV. 1891.

O. Hartwig, Verbreitung der niederen Crustaceen in der Provinz Brandenburg. Plöner Ber. Teil 5. 1897.

V. Hensen, Über die quant. Bestimmung der kleineren Planktonorganismen. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. V. 1900.

*B. Hofer, Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee nebst vergl. Untersuchungen an einigen andern Süßwasserbecken. Schr. d. Ver. f. Gesch. d. Bodensees u. s. Umgeb. Bd. XXVIII. 1899.

— Über Untersuchungen unsrer einheimischen Süßwasserseen. Schrift d. physik.-ökon. Ges. Königsberg. Bd. XXV. 1885.

*G. Huber, Monographische Studien im Gebiete der Montiggler Seen (Südtirol) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie. Plöner Ber. Bd. I. 1906.

— Biologische Mitteilungen über die Berninaseen (Schweiz). 1. Das Verhalten der Rot. d. Lago della Crocetta im Jahrescyclus. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

Fr. Hustedt, Süßwasser-Diatomeen Deutschlands. Mikrolog. Bibliothek. Stuttgart 1909.

O. Imhof, Über das Leben und die Lebensverhältnisse zugefrorener Seen. Mitt. d. aarg. naturf. Gesellsch. Bd. VI—VIII. 1889—97.

— Resultate meiner Studien über die Pelagische Fauna kleinerer und größerer Süßwasserbecken der Schweiz. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

K. von Keissler, Untersuchungen über die Periodizität des Phytoplanktons des Leopoldsteinersees in Steiermark in Verbindung mit einer eingehenden limnologischen Erforschung dieses Seebeckens. Archiv usw. Bd. VI. Hft. 4. 1911.

— Planktonuntersuchungen in einigen Seen der Julischen Alpen. Archiv usw. 1910.

*H. Kerb, Über den Nährwert der im Wasser gelösten Stoffe. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910.

Klausener, Jahrescyclus der Fauna eines hochgelegenen Alpensees. Int. Rev. usw. 1908.

H. Klebahn, Über wasserblütebildende Algen und über das Vorkommen von Gasvakuolen bei den Phycochromaceen. Plöner Ber. IV. Teil.

K. Knauthe, Beobachtungen über den Gasgehalt der Gewässer im Winter. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

— Das Süßwasser: Chemische, biologische und bakteriolog. Untersuchungsmethoden unter besonderer Berücksichtigung der Biologie und der fischereiwirtschaftlichen Praxis. 1907.

*F. W. Knörrich, Studien über die Ernährungsbedingungen einiger für die Fischproduktion wichtiger Mikroorganismen des Süßwassers. Plöner Ber. Bd. VIII. 1900.

*R. Kolkwitz, Die Farbe der Seen und Meere. Vierteljahrsschr. für öffentliche Gesundheitspflege 1910.

*— Über das Kammerplankton des Süßwassers und der Meere. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. Jahrg. 1911. Bd. XXIX. Hft. 6.

— Die Beziehungen des Kleinplanktons zum Chemismus der Gewässer. Mitt. aus der Kgl. Prüfungsanstalt für Wasservers. u. Abwässerbes. Hft. 14. 1911.

R. Kolkwitz und M. Marsson, Grundzüge für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna. Mitt. d. Kgl. Prüfungsanstalt für Wasservers. u. Abwässerbes. 1912.

— Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XXVI. Hft. 7. Jahrg. 1908.

— Ökologie der tierischen Saprobien. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

H. Krätzschmar, Über den Polymorphismus von Anuraea aculeata Ehrbg. Int. Rev. usw. Bd. I. 1908.

K. Lampert, Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1899.

*V. Langhans, Planktonprobleme. Lotos. Bd. LVII. Hft. 6.

*— Der Großteich bei Hirschberg in Nordböhmen. Monogr. u. Abh. zur Int. Rev. usw. Bd. III.

R. Lauterborn, Über Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheins und seiner Altwässer. Verh. d. Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V.

— Die sapropelische Lebewelt. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1910.

*— Über die Winterfauna einiger Gewässer der Oberrheinebene. Biol. Centralbl. 1894.

R. LAUTERBORN, Über die cyclische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.

*E. LEMMERMANN, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete. Bot. Ver. d. Provinz Brandenburg. 3. Band. 1910.

* — Das Phytoplankton brackischer Gewässer. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XVIII. 1900.

— Der große Waterneversdorfer Binnensee. Eine biologische Studie. Plöner Ber. Bd. VI. 1898.

K. M. LEVANDER, Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichter Brackwasserbuchten. Act. soc. pro faun. et flora fennica. Bd. XX. Nr. 5. 1901.

— Kleine Beiträge zur Kenntnis des Tierlebens unter dicker Eisdecke in einigen Gewässern Finnlands. Ofertr. u. Medd. soc. pro fauna et flora fenn. Bd. XX. 1894.

*JACQUES LOEB, Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

*H. LOHMANN, Über die Anwendung der Zentrifugierung von Wasserproben zur Gewinnung des Planktons. Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. Abt. Kiel. Bd. X. 1908.

* — Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. Int. Rev. usw. Bd. IV. 1911.

— Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. VII. 1902.

*— Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und PÜTTERS Untersuchungen hierüber. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

H. LOZERON, Sur la repartition verticale du planeton dans le lac de Zurich de Décembre 1900 à Décembre 1901. Viertelj. d. naturf. Gesellsch. in Zürich. Bd. XLVII. 1902.

*M. MARSSON, Die Flora und Fauna des verschmutzten Wassers in ihren Beziehungen zur biologischen Wasseranalyse. Plöner Ber. Teil 12. 1903.

H. MICOLETZKY, Beiträge zur Kenntnis der Ufer- und Grundfauna einiger Seen Salzburgs sowie des Attersees. Zool. Jahrb. Bd. XXXIII. 5. Hft. 1912.

W. MIGULA, Die Grünalgen. Mikrolog. Bibliothek. Stuttgart 1912.

S. MINKIEWICZ, Die Winterfauna dreier Tatraseen. Bull. de l'Académie des sciences de Cracovie. Série B: Sciences naturelles 1912.

E. NORDENSKIÖLD, Beitrag zur Kenntnis des Tierlebens in Wassersammlungen von wechselndem Salzgehalt. 1900.

F. OLTMANNS, Zur Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/05. 2 Bände.

*W. OSTWALD, Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbes. über die Bedeutung des Begriffes »der inneren Reibung des Wassers« für dieselbe. Plöner Ber. Bd. X. 1903.

*A. PASCHER, Über Nannoplanktonten des Süßwassers. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XXIX.

*— Versuche zur Methode des Zentrifugierens. Int. Rev. usw. Bd. V. 1902.

A. PFENNIGER, Beiträge zur Biologie des Zürichsees. Inaug.-Diss. Zürich 1912.

*A. Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1910.

J. Quirmbach, Studien über das Plankton des Dortmund-Ems-Kanals und der Werse bei Münster. Inaug.-Dissert. zu Münster 1912. Archiv usw. Bd. VII.

*Reighard, A biological examination of lake St.-Clair. Bull. of the Michigan Fish Comm. Nr. 4. 1894.

E. Richter, Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verhandl. d. 9. Deutschen Geogr.-Tages. Wien 1891.

*M. le Roux, Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. Extr. des Annales d. Biol. lac. T. II. 1907.

*F. Ruttner, Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten im großen Plöner See und in zwei nordböhmischen Teichen. Plöner Ber. Bd. XII. 1905.

*— Über die Anwendung von Filtration und Zentrifugierung bei den plankt. Arbeiten an den Lunzer Seen. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

*— Über tägliche Tiefenwanderungen von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

Rywosch, Über die Bedeutung der Salze für das Leben der Organismen. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

*G. Schickendantz, Temperaturen und Sauerstoff im Sacrower See bei Potsdam. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910.

G. Schneider, Das Plankton der westfälischen Talsperren des Sauerlandes. Inaug.-Dissert. zu Münster 1912. Archiv usw. Bd. VIII.

*B. Schröder, Das Pflanzenplankton preußischer Seen. In Seligo, Untersuchungen in den Stuhmer Seen. Danzig 1900.

*Schulz, Die Vegetationsverhältnisse der Umgebung von Halle. Mitt. d. Ver. f. Erdk. zu Halle a. S. 1887.

*A. Seligo, Tiere und Pflanzen des Seenplanktons. Mikrolog. Bibl. Stuttgart. Bd. III.

*— Zur Kenntnis der Lebensverhältnisse in einigen westpreußischen Seen. Danzig 1890.

*Spring, Sur la cause de l'absence de coloration de certaines eaux limpides naturelles. Arch. de sc. phys. et nat. de Genève. IV. période. Bd. VII. 1899.

*H. Steiner, Das Plankton und die makrophytische Uferflora des Luganersees. Int. Rev. usw. Biol. Suppl. VI. Serie. 1913.

*A. Steuer, Planktonkunde. Leipzig 1910.

— Das Zooplankton der alten Donau bei Wien. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

*S. Strodtmann, Bemerkungen über die Lebensverhältnisse des Süßwasserplanktons. Plöner Ber. Bd. III/IV. 1895/96.

*— Planktonuntersuchungen in holsteinischen und mecklenburgischen Seen. Plöner Ber. Bd. III/IV. 1895/96.

*J. Thallwitz und B. Schorler, mit Beiträgen von K. Schiller, Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches. Annales de Biologie lacustre, Tome I. 1906.

*J. Thallwitz, Beobachtungen über den Saisonpolymorphismus einiger Planktoncladoceren. Dresden, Jahresbericht der Annenschule 1910.

J. Thomann und W. Bally, Biologisch-chemische Untersuchungen über den Arnensee. Int. Rev. usw. 1908.

*W. Ule, Die Temperaturverhältnisse der baltischen Seen. Verh. d. 10. Deutschen Geographentages Stuttgart 1893.

— Beitrag zur Instrumentenkunde auf dem Gebiete der Seenforschung. Peterm. Mitt. 1894. Bd. XL.

*M. Voigt, Beiträge zur Kenntnis des Planktons pommerischer Seen. Plöner Ber. IX. Teil.

*— Die vertikale Verteilung des Planktons und ihre Beziehung zum Gasgehalt im großen Plöner See. Plöner Ber. Bd. XII. 1905.

R. Volk, Hamburger Elbeuntersuchungen 8: Studien über die Einwirkung der Trockenperiode im Sommer 1904 auf die biologischen Verhältnisse in Hamburg. Jahrb. d. Hamb. wissensch. Anstalten. Bd. XXIII. 1905.

E. Walter, Eine praktisch verwertbare Methode zur Bestimmung des Teichplanktons. Plöner Ber. Bd. III/IV. 1895/96.

H. Ward, A biological examination of Lake Michigan. Bull. of the Michigan Fish Comm. Nr. 6. 1896.

*C. Wesenberg-Lund, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons, nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Int. Rev. usw. Bd. III. 1910.

*— Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem specifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

*— Plankton-Investigations of the Danish lakes. General Part. Kopenh. 1908.

*— Über pelagische Eier, Dauerzustände und Larvenstadien der pelagischen Region des Süßwassers. Int. Rev. usw. Bd. II. 1909.

C. Wesenberg-Lund und N. J. Brönstedt, Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für unsre Auffassung der Temporalvariationen. Int. Rev. usw. Bd. IV. 1911.

*G. C. Whipple, Some observations of the temperature of surface waters; and the effect of temperature on the growth of microorganisms. Some observations on the relation of light to the growth of diatoms. Journal of the New-England Water Works Association. 1895 u. 1896.

*R. Woltereck, Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren und die Rolle des »Zentrifugenplanktons« im Süßwasser. Int. Rev. usw. Bd. I. 1908.

*— Plankton und Seenausfluß. Int. Rev. usw. Bd. I. 1908.

*— Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. »Schwebefortsätze« pelagischer Cladoceren. Bibl. Zoolog. Chun-Festschrift. 1912.

*O. Zacharias, Über die horizontale und vertikale Verbreitung limnetischer Organismen. Plöner Ber. Bd. III/IV. 1895 u. 1896.

*— Über die Frühjahrsvegetation limnetischer Bacillariaceen im großen Plöner See. Biol. Centralbl. 1895.

*— Über die Verschiedenheit der Zusammensetzung des Winterplanktons in großen und kleinen Seen. Plöner Ber. VII. Teil.

— Das Süßwasserplankton. Leipzig 1907.

— Hydrobiologische und fischereiwirtschaftliche Beobachtungen an Seen der Schweiz und Italiens. Plöner Ber. VII. Teil.

— Zur Kenntnis des Planktons sächsischer Fischteiche. Plöner Ber. 1898.

*O. ZACHARIAS, Über die wechselnde Quantität des Planktons im großen Plöner See. Plöner Ber. 1895 u. 1896. Bd. III/IV.
*— Beobachtungen am Plankton des großen Plöner Sees. Plöner Ber. 1894.
*— Über einige biologische Unterschiede zwischen Teichen und Seen. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.
*— Fortsetzung der Beobachtung über die Periodizität der Planktonwesen. Plöner Ber. Bd. III. 1895.
— Das Plankton des Arendsees. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.
— Zur Kenntnis der pelagischen und litoralen Fauna der norddeutschen Seen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
— Untersuchungen über das Plankton der Teichgewässer. Plöner Ber. 1898.
*F. ZSCHOKKE, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Basel 1900.
M. ZUELZER, Zur Kenntnis der biologischen Wasserbeurteilung. Int. Rev. usw. Bd. I. 1908.

Erklärung zu den Plankton-Kurven.

Bei allen Kurven sind die Zeiten auf der horizontalen Grundlinie nach rechts als Abszissen aufgetragen.

Den Kurven des Netzplanktons liegen die Individuenzahlen aus 120 Liter Seewasser (à 20 Liter aus sechs verschiedenen Tiefen), denjenigen des Zentrifugenplanktons aus 60 ccm Seewasser (à 10 ccm aus denselben Tiefen) berechnet für die mittlere Individuenmenge in 10 ccm zugrunde. Bei diesen Fangwerten möchte ich auf die Seite 547—550 angegebene Methodik hinweisen.

Die Zahlen für die Individuenmengen in Fig. 3—32 sind die Werte der Halbmesser von Kugeln, deren Volumen man sich von den in der gezählten Menge vorhandenen, in gleichen Abständen im Raume verteilten Individuen ausgefüllt denkt:

$$r = \sqrt[3]{\frac{z}{4}}\,;\ r = \text{Halbmesser};\ z = \text{gezählte Individuenmenge!}$$
$$z = 4r^3$$

Die abgerundeten Werte für die Individuenzahlen, welche den Werten der halben Durchmesser der Kugelkurven für das Netz- und Zentrifugenplankton entsprechen, sind teilweise sofort aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich oder schnell nach obiger Formel zu berechnen.

Tabelle.

Abgerundete Werte für die Individuenzahlen, welche den in Fig. 3—32 angegebenen Radienwerten der Kugelkurven entsprechen:

Radienwert	Entsprechende Individuenzahl
1	5
2	30
3	100
4	250
5	500
6	850
7	1 350

Radienwert	Entsprechende Individuenzahl
8	2 000
9	2 900
10	4 000
12	7 000
14	11 000
16	16 000
18	23 000
20	32 000
22	43 000
24	55 000
26	70 000
28	88 000
30	108 000
32	131 000
34	157 000
36	187 000
38	220 000
40	256 000
42	296 000
44	341 000
46	389 000
48	442 000
50	500 000
52	562 000
54	630 000
56	703 000
58	780 000
60	864 000
62	953 000
64	1 048 000
66	1 150 000
68	1 258 000
70	1 372 000
72	1 493 000
74	1 621 000
76	1 756 000
78	1 898 000
80	2 048 000

Studien über das Nannoplancton des Zugersees und seine Beziehung zum Zooplancton.

Von

Kurt Lantzsch
aus Meuselwitz Sa.-A.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 6 Figuren im Text.

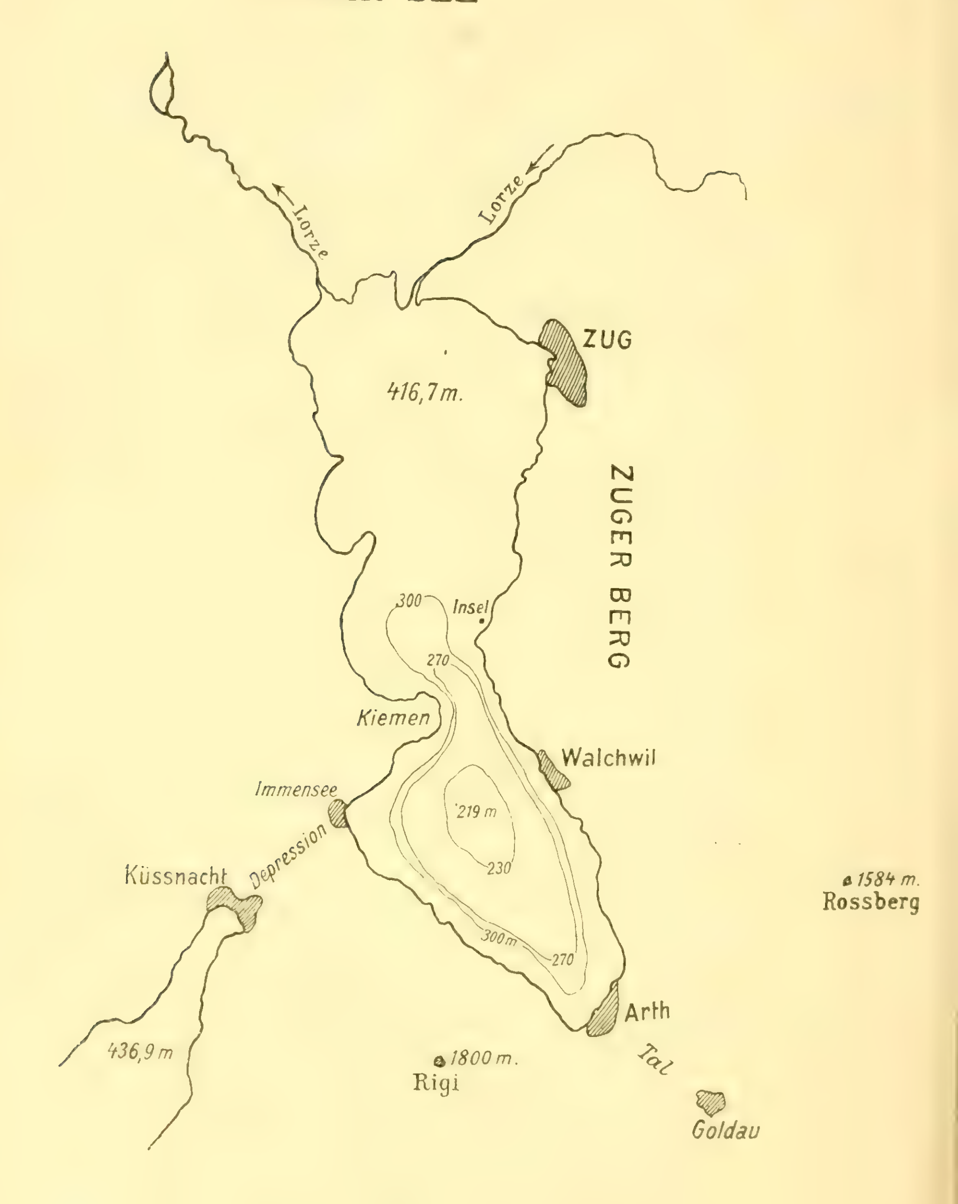
Den Anstoß zu vorliegender Arbeit gab mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. CHUN. Diese Studie ist bestimmt, einen Beitrag über die biologischen Verhältnisse in tiefen Seen zu liefern. Für die liebenswürdige Unterstützung durch Rat und Tat, für die Förderung, die mir zuteil wurde, sei es mir hier gestattet, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Herrn Professor Dr. WOLTERECK schulde ich ebenfalls Dank für manchen Ratschlag und Aufklärung.

Als Arbeitsgebiet wurde der Zugersee gewählt. Gründliche und allseitige Einführung in die Seenkunde brachte der »I. Hydrobiologische Demonstrations- und Exkursionskursus am Vierwaldstättersee«, veranstaltet von Professor Dr. HANS BACHMANN in Luzern. Mit Herrn Prof. BACHMANN blieb ich während meiner Untersuchung in Verbindung und wiederhole hier für das warme Interesse und die Unterstützung, die ich erfuhr, meinen ergebensten Dank. Auch darf ich an dieser Stelle nicht Herrn M. MÜLLER, Schreinermeister in Walchwil, übergehen, welcher mir durch Überlassen seines Einbaumes und eines Arbeitsplatzes die Untersuchung wesentlich erleichterte. Genanntem Herrn sei auch hier mein Dank ausgesprochen.

Der Zugersee.

Das Seebecken, seine Gestaltung und Vergangenheit.

Der Zugersee gehört seiner Lage und Entstehung nach zu der Reihe der »alpinen Randseen«. Sein Spiegel liegt 416,7 m über dem Meere. Die Oberfläche beträgt 38,24 km², die mittlere Tiefe 85 m.



Textfig. 1.

Der Zugersee. Das Seebecken, seine Gestaltung und Vergangenheit.

Er erstreckt sich in nord-südlicher Richtung in einer Länge von 13,5 km. Bei fast parallelen Ufern ist das südliche Becken 3 km, das nördliche 4,5 km breit. Die Halbinsel des Kiemen, vom westlichen Ufer vorstoßend, schnürt ihn ungefähr in seiner Mitte auf etwa 800 m ein und zerlegt so den Zugersee in die zwei auch morphologisch verschiedenen Becken.

Die südliche Mulde, der Obersee, ist charakterisiert durch die steile Böschung der Uferwände und durch bedeutende Tiefe. Zwischen Walchwil und Immensee liegt der Seeboden an seiner tiefsten Stelle 219 m über dem Meere, der See ist also 198 m tief. Der Grund, etwa 170—180 m unter dem Spiegel, verläuft auf weite Strecken zwischen den steilen Uferhalden fast eben.

Das nördliche Becken, der Untersee, weist weniger steile Böschungen auf. Der Saum verflacht sich nach Norden und gewährt Raum für größere Bestände einer litoralen Fauna. Mit der Verbreiterung des Untersees geht ein Rückgang der Tiefe Hand in Hand. Die Tiefe beträgt bei dem Inselchen noch etwa 120 m und wird nach N. immer geringer. Diese Eigentümlichkeit, daß die der Bergseite zugewandten Seeteile größere Tiefen aufweisen als die alpenfernen, teilt der Zugersee mit andern Randseen. Die Erscheinung wird verständlich durch die Entstehung des Sees. Vom westlichen Ufer schiebt sich noch eine zweite Landzunge, der Kirchberg, nördlich vom Kiemen bei Risch, in den See vor.

Die Ostseite zeigt keine nennenswerte Gliederung. Sie wird in der ganzen Länge flankiert vom Zugerberg, der bis zu einer Höhe von rund 1000 m sich erhebt. Im Süden bei Arth-Goldau schwingt er sich nochmals um 600 m empor und kulminiert im Roßberg und Wildspitz (etwa 1600 m). Dem Roßberge entspricht auf der Westseite des Ufers die steile Nordostwand der Rigi, die rasch zur Depression von Immensee-Küßnach, der engsten Stelle zwischen Zuger- und Vierwaldstättersee, abfällt. Zwischen Roßberg und Rigi senkt sich das Tal von Arth-Goldau ein, das sich nach Süden bis Brunnen am Vierwaldstättersee hinzieht und Fortsetzung findet im Urner Becken. In dieses gewaltige Quertal, das eine Zugangspforte zum Reußtal darstellt, liegt am nördlichen Ausgang der Zugersee in die Molasse eingebettet.

Zwei Theorien, die die Entstehung der alpinen Randseen erklären, stehen sich gegenüber.

Nach Heim sind die Talwannen der Seen durch die erodierende Tätigkeit der alpinen Entwässerungsströme entstanden. Die Becken stellen ertrunkene Täler dar, indem die Alpen »nach Ausbildung der

großen Erosionstäler als starres Ganzes eingesunken sind«. Durch dieses Tiefersinken des Alpenkörpers, nach Aeppli etwa 400 m, verloren die Flüsse an der Randzone ihr Gefälle und mußten allmählich zu den jetzigen Seen anschwellen. Als Beweis werden rückläufige Terassen und Deckenschotter, deren Schichten Gefälle talaufwärts zeigen, angeführt.

Diese Auffassung wird bestritten durch Penck, Brückner u. a., die als Hauptfaktoren der Seewannenbildung die aushobelnde und ausschürfende Gletschertätigkeit betrachten. Wären die Entstehungsbedingungen für den Zugersee durch Flußerosion gegeben, so käme die Reuß, eventuell auch die Muotta in Betracht. Frey weist aber ausdrücklich auf die Schwelle zwischen dem Grunde des Zugersees und des Urner Beckens hin, die sich mindestens über 230 m über den jetzigen Boden beider Seen, der dazu durch Sedimentation erhöht ist, erhebt. Für einen Fluß wäre diese Schwelle ein unübersteigliches Hindernis und eine schluchtartige Durchbrechung dieses Felsriegels läßt sich nicht nachweisen. Außerdem zeigen die Uferhalden am Südende des Sees ein Gefäll, wie es nur dem Oberlauf eines Flusses zukommt.

Wir müssen daher der Erosion durch Gletscher einen Teil der Ausgestaltung des Beckens zuschreiben. Anzeichen und Reste der einstigen Gletscherbedeckung lassen sich überall am See nachweisen. Ortsfremde Gesteine, Granite, liegen verstreut am Kiemen, auf der Höhe des Zugerberges, also fast 600 m über dem jetzigen Seespiegel, so daß wir auf eine Eisdecke von mindestens 800 m Dicke schließen dürfen. Diese Tatsachen machen uns für die Annahme einer so gewaltigen Arbeitsleistung der Gletscher zugänglicher.

Die Zuflüsse sind unbedeutender Art. Von den Flanken des Zugerberges und der Rigi kommen Bergbäche herab, die bei regnerischem Wetter eine verderbliche Wirkung entfalten können. Kleinere Bergrutsche »Erdschlipfe« sind im Gebiete der wenig festen Molasse nicht selten. Größere Wassermengen führt nur die Lorze zu, die im benachbarten Aegerisee ihren Ursprung nimmt. Sie mündet am nördlichen, alpenfernen Ende des Zugersees. Nicht weit davon liegt der Abfluß, der den See nach der Reuß entwässert. Das Zuflußgebiet gehört dem voralpinen Gebiet an, Gletschergebiet ist nicht beteiligt.

Thermisches Verhalten und das Zentrifugenplancton.

Pfenniger kommt durch seine Studien am Zürichsee zur Aufstellung von sechs periodischen Schwankungen der Temperaturen eines Sees. Am Zugersee kamen nur zwei dieser periodischen Schwankungen

zur vollen Ausbildung, da auf den extrem warmen Sommer 1911 ein milder Winter folgte.

Von den Schwankungen wurden beobachtet die Periode der Abkühlung vom Jahresmaximum (direkte Schichtung) bis zur Bodentemperatur von 4,4°.

Die Erscheinungen der weiteren Abkühlung des Wassers auf Dichtemaximum von 4° (Herbstvollzirkulation) und die folgende auf das Jahresminimum (Winterstagnation, verkehrte Schichtung) kamen nicht zur Ausbildung. Natürlich fielen ebenso die rückläufigen Erscheinungen durch die Erwärmung des Wassers weg. Der See erwärmte sich direkt vom beobachteten Jahresminimum auf das Jahresmaximum 1912.

Die winterliche Abkühlung bedingt Strömungen, die »Convectionsströmungen« im See. Sie entstehen dadurch, daß das durch die Luft abgekühlte Wasser durch sein größeres specifisches Gewicht in die Tiefe sinkt, sich dabei mit den darunterliegenden Schichten mischt und einen Wärmeaustausch herbeiführt. Eine Schicht gleichmäßiger Temperatur wird dabei resultieren. Bei fortschreitender Abkühlung wird die Zone gleicher Temperatur immer mehr nach der Tiefe vorrücken, bis zu einem Zeitpunkt der See fast gleichmäßig temperiert sein wird. Dies war für den Zugersee in der Mitte des Februar 1912 der Fall. Der Unterschied zwischen Oberflächentemperatur (4,75°) und Tiefentemperatur (160 m : 4,4°) betrug nur 3—4 Zehntel Grad.

Diese Ausgleichsströmungen müssen das Bild des sommerlich geschichteten Nannoplanctons natürlich stark beeinflussen. Von den passiven schwebenden Planctonten, Diatomeen und Schizophyceen, dürfen wir von vornherein erwarten, daß ihre Verticalverteilung aufgehoben wird und dafür eine mehr gleichmäßige Schichtung von der Oberfläche bis zum Grunde einnehmen werden. Wie verhalten sich dagegen die Flagellaten? Sie sind ebenfalls zur Winterszeit bis zum Grunde des Sees, also in einer Wasserschicht von fast 200 m nachweisbar. Es mag auf den ersten Blick befremdlich erscheinen, daß diese activen Schwimmer den immerhin schwachen und langsam vor sich gehenden Convectionsströmungen nicht Widerstand leisten können. Doch wir müssen uns erinnern, daß das Wasser sich nahe seinem Dichtemaximum befindet, die Viscosität des niedrig temperierten Mediums sich dem Höchstwerte nähert.

Über die spezielle Verteilung der einzelnen Formen soll bei deren Besprechung das Nähere gesagt werden.

Brutschy hat in den Jahren 1906—09 das physikalische Verhalten des Sees studiert und beschrieben, so daß ich Neues nicht

zufügen kann. Die eignen Temperaturbeobachtungen stehen in Übereinstimmung mit denen des genannten Herrn. Gleiches gilt vom Verhalten der Sprungschicht. Über Transparenz und optisches Verhalten wurden keine Untersuchungen angestellt. Hervorgehoben sei, daß BRUTSCHYS Beobachtungen zu gleichen Ergebnissen geführt haben wie die von LOZERON, AMBERG u. a.

Um das Bild vom Zugersee zu vervollständigen, gestatte ich mir, Tabelle VI aus den »Monographischen Studien am Zugersee« von A. BRUTSCHY hier anzuführen.

Transparenz der verschiedenen Seen.

	Zugersee	Genfersee	Vierwaldstättersee	Bodensee	Zürichsee
Beobachter	Brutschy	Forel	Amberg 1903/04	Forel 1889/91	Lozeron 1900/01
Winter	14,7 m	15,2 m	12,93 m	6,6 m	5,5 m
Frühling	7,1 »	11,7 »	9,67 »	5,2 »	4,7 »
Sommer	4,5 »	7,4 »	6,1 »	4,3	3,3 »
Herbst	8,1 »	9,7 »	9,03 »	5,4 »	6,5 »
	8,6 m	11 m	9,4 m	5,4 m	5 m
Extreme					
Maximum	16,9 m	21,5 m	16,6 m	11,5 m	9,4 m
Minimum	3,5 »	6,7 »	4,4 »	1,76 »	2,6 »
Schwankgn.	13,4 m	16,8 m	12,2 m	9,74 m	6,8 m

Methode und allgemeine Bemerkungen.

Im Herbst 1911 begann ich die Untersuchungen über das Zentrifugenplancton im Zugersee. Die Fänge im Herbste beschränkten sich auf das untere Becken und wurden ausgeführt bis zu einer Tiefe von 45 m. Es wurden aus verschiedenen Tiefen: 0 m, 2 m, 5 m, 10 m, 20 m, 30 m, 40 m, 45 m Wasserproben von 1 Liter mittels Planctonpumpe entnommen. Von diesen Proben wurden je 10 ccm zentrifugiert und auf dem Zählobjektträger nach Qualität und Quantität bestimmt.

Bis zur genannten Tiefe war die Zentrifuge verwendungsfähig. Bei dieser Grenze war das Material schon so dünn verteilt, daß von genügender Genauigkeit der Zählmethode nicht mehr die Rede sein konnte. In Anbetracht der kleinen verarbeiteten Wassermenge werden wir gezwungen sein, die untere Verbreitungsgrenze des Nannoplanctons um 10—15 m tiefer zu legen. Streng genommen dürfen wir nicht von einer Grenze im eigentlichen Sinne reden, sondern müssen uns

Temperatur des Zugersees 1911/12.

	26. Okt. 11	6. Nov. 11	27. Nov. 11	12. Dez. 11	6. Jan. 12	10. Febr. 12	2. April 12	21. Mai 12	30. Juli 12	18. Sept. 12
0 m	13,9°	11,8°	9,4°	7,7°	5,6°	4,75°	7,2°	15,7°	—	16°
1 »	14°	11,8°	—	—	—	—	7,1°	14,8°	—	—
2 »	14°	11,8°	9,4°	7,7°	—	—	—	14°	20,6°	14,7°
3 »	13,8°	11,8°	—	—	—	—	7°	—	—	—
5 »	13,8°	11,8°	9,4°	—	—	—	—	12,5°	20,5°	14,5°
8 »	13,8°	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 »	—	—	—	—	—	—	—	—	16°	—
10 »	13,75°	11,8°	9,4°	7,7°	5,6°	4,65—4,7°	6,4°	10,7°	12,2°	14,3°
12 »	13,75°	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14 »	11,6°	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15 »	9,25°	11,5°	9,2°	7,7°	—	—	—	7,6°	—	10,5°
17 »	—	7,5°	—	—	—	—	—	—	—	—
20 »	6,3°	6,5°	6,6°	—	—	—	—	5°	6,5°	7,3°
25 »	—	—	—	6,4°	—	—	—	—	—	—
30 »	5,1°	5,2°	5,25°	5,75°	5,5°	—	5,2°	—	—	—
50 »	4,75°	4,7°	4,8°	4,8°	5,3°	—	—	4,6—4,7°	4,75°	4,75°
60 »	—	—	—	—	—	—	4,5°	—	—	—
100 »	—	—	—	—	4,3°	4,45—4,5°	—	4,3—4,4°	4,6°	4,6°
150 »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
160 »	—	—	—	—	—	4,4°	—	—	—	—
180 »	—	—	—	—	4,3°	—	—	—	—	4,5°

vorstellen, daß die Individuendichte unterhalb der optimalen Zone immer geringer wird, und daß bis zum vollständigen Verschwinden in einer gewissen Tiefe ein allmählicher stetiger Übergang stattfindet. Die Grenze der Beobachtung wird uns gesetzt durch die Leistungsfähigkeit unsrer Hilfsmittel, der Zentrifuge, des Netzes usw.

Ab Januar 1912 wurden die Fänge im oberen Becken mittels Wasserschöpfer (RICHARD-Wasserschöpfer 600 ccm Inhalt) ausgeführt, um den Einfluß der Convectionsströmungen auf die Verteilung des Nannoplanctons zu studieren.

Der Obersee mit seinen steilen Uferwänden bot den Vorteil einer kurzen Seefahrt. Ausgeführt wurden die Fänge zwischen Walchwil und Immensee, ungefähr an der tiefsten Stelle. Ein Unterschied zwischen beiden Becken konnte nicht festgestellt werden.

Um eine Serie von Stufenfängen von 0—180 m durchzuführen, waren mindestens 2 Tage erforderlich. Diese zeitliche Differenz hat aber nichts zu sagen. Die physikalischen Zustände des Sees sind besonders im Winter sehr konstant und sehr geringem Wechsel unterworfen. Bestätigung findet sich in den angeführten Tabellen.

Die winterliche Abnahme des Nannoplanctons und die Convectionsströmungen führen, wie später dargelegt werden soll, eine starke Verminderung in der Quantität herbei. Zur Vermeidung der dadurch bedingten Fehlerquellen wurde die Filtriermethode mit der Zentrifugiermethode kombiniert. Verwendung fanden die in der Literatur für Planctonfiltration angegebenen Falterfilter Nr. $575^1/_2$ der Firma SCHLEICHER u. SCHÜLL, die mir Herr Professor BACHMANN gütigst überließ, und gehärtete Faltenfilter Nr. 605 der gleichen Firma.

Ein halber Liter der geschöpften oder gepumpten Probe wurde in dem Faltenfilter unter Nachspülen der Seitenwände auf etwa 5—10 ccm eingeeengt. Darauf wurde der Boden des Filters durchgestoßen, nachgespült und der Gehalt des abgelaufenen Wassers mittels Zentrifuge bestimmt. Die Vergleichszahlen wurden gewonnen durch direktes Zentrifugieren von 10 ccm Wasser der gleichen Probe.

Kein Verlust beim Filtrieren vorausgesetzt, müßten sich die gewonnenen Werte verhalten wie 50 : 1 d. i. der Quotient aus der filtrierten und zentrifugierten Probe zu der nur zentrifugierten Probe. Die Versuchsreihe ergab als Mittelwerte

für Diatomeen 2 : 1

unter Nichtberücksichtigung eines vom Mittel gänzlich abweichenden, wohl fehlerhaften Resultats,

für Schizophyceen 11 : 1,

für Flagellaten konnte kein brauchbarer Mittelwert berechnet werden.

Die Werte schwankten für *Chromulina ovalis* z. B. zwischen 0 : 1 und 1 : 1, d. h. in der filtrierten, 50fachen Probe wurden keine oder so viel Flagellaten aufgefunden als wie in der nur zentrifugierten!

Ähnlich verhielt es sich mit *Cryptomonas ovata.* Dabei war der Erhaltungszustand ein schlechter. Sie überstehen das Filtrieren also nicht und diese Methode muß ein falsches Bild der Zusammensetzung des Seenplanctons ergeben, indem sie die wichtige Formengruppe der Flagellaten der Beobachtung fast vollständig unzugänglich macht.

So wird es auch verständlich, daß BRUTSCHY, welcher Seidentaffet zur Filtration verwandte, in den »Monographischen Studien am Zugersee« niemals die Chrysomonade *Chromulina ovalis* erwähnt, trotzdem sie das ganze Jahr nachweisbar ist und im Winter dominiert.

Da dieser Versuch gänzlich fehlschlug, blieb nur der Ausweg über, größere Wassermengen zu zentrifugieren. Es stand eine Zentrifuge zur Verfügung mit zwei Gläsern zu je 10 ccm. Der auszentrifugierte Inhalt beider Gläser wurde zusammengetan, frisch aufgefüllt und nochmals verarbeitet, so daß Material von 30 ccm auf die Zählplatte kam.

Die Entnahme der Stichproben konnte unmöglich in regelmäßigen Zeitintervallen vor sich gehen. Die Abhängigkeit des Beobachters von Wind und Wetter ist bei den großen Schweizer Seen immer ein mißlicher Umstand. Längere Sturmperioden, bis zu 2 Wochen, unterbrachen die Arbeit. Besonders machte die »Bise«, ein im Obersee sehr konstant und kräftig wehender Wind, N. bis N.O.-Wind, recht viel zu schaffen. Die Entnahme der Proben steht unter stillschweigender Voraussetzung einer gleichmäßigen Verteilung. Während der Fangzeit, die zumeist den ganzen Vormittag beanspruchte, war es ganz ausgeschlossen, dieselbe Stelle einzuhalten. Selbst bei ganz glattem See wird das Boot von oberflächlichen Strömungen fortgetragen; bei leicht bewegter Oberfläche mehrten sich die Schwierigkeiten, dieselbe Stelle einzuhalten, ganz beträchtlich. Die Abtrift bei mäßig bewegtem See betrug während einer Fangzeit bis etwa 1 km. Doch ist in den Tabellen keine Andeutung einer Schwarmbildung vorhanden, gleiches Resultat zeigen die Zahlen für Horizontalverteilung.

Das Zentrifugenplancton.

Das Zentrifugenplancton tiefer Seen hat bisher noch keine quantitative Bearbeitung durch die Zählmethode erfahren. Als erster Teil mögen deshalb hier die Ergebnisse über die saisonelle Verticalverteilung

angeführt werden; als zweiter Teil folge das Zooplancton des Zugersees und die Beziehungen zwischen beiden.

Die Komponenten, die das Zentrifugenplancton des Zugersees zusammensetzen, sind folgende:

Schizophyceae:

Chroococcus limneticus var. *carneus* (Chodat) Lemm.
Gomphosphaeria lacustris Chod.
Clathrocystis aeruginosa (Kütz) Henfr.

Flagellatae:

Chromulina ovalis Klebs.
Chromulina verrucosa Klebs.
Cryptomonas ovata Ehrbg.
Cryptomonas ovata var. *curvata* (Ehrbg.) Lemm.
Mallomonas producta (Zach.) Iwanoff.
(*Uroglena volvox* Ehrbg.).
Helcomastix ovalis Lantzsch.

Diatomaceae:

Cyclotella comta (Ehrbg.) Kuetz.
Cyclotella melosiroides Lemm.
Cyclotella kuetzingiania Thwait.
Cyclotella socialis Schütt.
Cyclotella glomerata Bachmann.
Cyclotella Schroeteri Lemm.
Synedra delicatissima W. Sm.
Fragillaria crotonensis Kitt.
Asterionella gracillima (Hantzsch) Heib.

Chlorophyceae:

Sphaerocystis Schröteri Chod.
(*Oocystis lacustris* Chod.)
(*Botryococcus Braunii* Kuetz.)
Binuclearia tatrana Wittr.

Als nur zufällig und gelegentlich im Zentrifugenplancton anwesende Formen, deren Individuendichte zu gering ist, um berücksichtigt werden zu können, müssen bezeichnet werden die

Peridineae:

Ceratium hirundinella O. F. Müller.
Peridinium tabulatum (Ehrbg.) Clap. et Lachm.
Peridinium cinctum Ehrbg.
Glenodinium cinctum Pénard.

nach BACHMANN und BRUTSCHY.
Gymnodinium helveticum Pénard.
Gymnodinium minimum Lantzsch.

Dazu kommen die Species von *Dinobryon*, Chlamydomonaden und Ciliaten. Ab und zu traten in verschwindender Anzahl ganz kleine Peridineen, pelagische Amoeben, Hydrachniden, Ciliaten (*Chilodon* u. a.) und Flagellaten auf, die für den Haushalt des Sees von keiner Bedeutung sind, doch dem Systematiker reiche Ausbeute versprechen.

Helcomastix ovalis Lantzsch nov. spec. (ev. nov. gen.).

Dieser farblose Flagellat besitzt eine Länge von 9 μ. Unter den Periblasten sind feine glänzende Körnchen eingestreut. In der Mitte liegt bisweilen ein dunkelgelber bis brauner Ballen, wohl Nahrungsballen, eingeschlossen. Der Kern liegt zentral, Vacuole im Vorderende, konnte aber mit Sicherheit nicht festgestellt werden.

Das Charakteristische, was diesen Flagellat auszeichnet und ihm systematisches Interesse verleiht, ist die Art der Fortbewegung. Beide Geißeln, von ungleicher Länge, werden beim Schwimmen nachgeschleppt. Die kürzere Geißel peitscht und beschreibt einen Kegelmantel um die längere, so daß der Organismus um seine Längsachse rotierend vorwärts schwimmt. Die längere, richtungsgebende ist dabei in zitternder Bewegung; es scheint ihr Steuerung und Vorwärtsbewegung obzuliegen. Das ruhige Vorwärtsschwimmen wird zuweilen unterbrochen durch wildes Hüpfen und Springen an einem Orte.

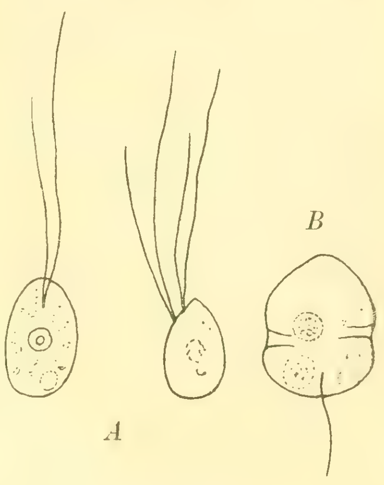


Fig. 2.
A. Helcomastix ovalis.
B. Gymnodinium minimum.

Ein einziges Mal wurde auch das skizzierte Teilungsstadium beobachtet. Durch Herrn Professor BACHMANN auf *Helcomastix globosa* Lemm. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. Hft. 4) aufmerksam gemacht, sei dieser Organismus trotz mancher Abweichung der genannten Form vorläufig angereiht, bis genauere Untersuchungen Aufklärung geben.

Gymnodinium minimum Lantzsch n. sp.

Diese sehr kleine Form, Länge 14 μ, Breite 12 μ, besitzt keine Chromatophoren. Die Längsfurche ist nur angedeutet, die Querfurche ausgeprägt, im Tode sich etwas abrundend. Der Kern liegt central. Die Farbe ist ein glänzendes Silbergrau. Die Form schwimmt unter Rotation um die Längsachse rasch geradeaus.

Cyclotellen.

Die verschiedenen Species von *Cyclotella* (*comta*, *melosiroides*, *kuetzingiana*, *socialis*, *glomerata*, *Schroeteri*) konnten beim Zählen nicht voneinander geschieden werden. Die koloniebildenden Cyclotellen wurden als Einzelindividuen betrachtet und als solche gezählt. Sie treten zur Gesamtmenge der Einzelzellen stark in den Hintergrund, so daß von einer Beeinflussung des Gesamtresultats nicht die Rede sein kann. Als Netzplancton nehmen die Kolonien eine scheinbar dominierende Stellung ein. Die Zellen der solitären Cyclotellen schlüpfen durch die Poren, während die Kolonien ihrer sperrigen Form wegen zurückgehalten werden.

Im Anfange der Untersuchung wurden lebende und tote Exemplare in die Zählung einbezogen. Später wurden plasmaerfüllte und leere Individuen getrennt. Eine genaue Scheidung durchzuführen, war ausgeschlossen, da sich alle Übergangsstadien von gut erhaltenen Chromatophoren zu degenerierten fanden. Tote Cyclotellen konnten nicht von lebenden getrennt werden, höchstens in den unteren Schichten, da beim Absinken genügend Zeit ist, das Plasma zu lösen.

Die herbstliche Tiefengrenze der Cyclotellen liegt bei etwa 45—50 m. In dieser Tiefe waren Cyclotellen mit Plasmainhalt noch nachweisbar. Die Grenze ist vielleicht um 10 m tiefer anzusetzen, in Anbetracht der kleinen Wassermenge, die verarbeitet wurde (10 ccm). Am 28. Dezember 1911 bilden die plasmahaltigen Cyclotellen 10% der vorhandenen Individuen (150 in 10 ccm : 15). Am 22. Januar 1912 sind etwa 55% der Exemplare bei 50 m plasmaerfüllt (130 in 10 ccm) und die Grenze der lebenden Cyclotellen liegt bei etwa 150 m. Wie ist diese Erscheinung zu verstehen? Die von Cyclotellen bewohnte Zone erstreckt sich im Herbste bis 50 m Tiefe. Die Convectionsströmungen dringen bis Ende Dezember in diese Schicht ein und führen lebendes Material mit sich. In dem Maße, wie sie in die Tiefe eindringen, wird diese auch erfüllt, so daß der See von der Oberfläche bis zum Grunde mit plasmahaltigen Cyclotellen belebt ist. Es muß wohl beachtet werden, daß

die Individuenmenge, die im Herbste eine Wasserschicht bis 50 m erfüllte, im Winter bis zum Grunde, also fast 200 m getragen wird. Wollen wir das Zentrifugenplancton des Winters mit dem des Herbstes vergleichen, so müssen wir uns die Verbreitungszone von fast 200 m auf 50 m reduziert denken. Absterben und Vermehrung kann dabei das Gesamtbild modifizieren.

Wir werden durch diese Erscheinung zur Aufstellung von zwei Begriffen geführt:

mittlere Wohndichte,

d. i. die mittlere Dichte der jeweils bewohnten Zone (Winter 0—180 m, die übrigen Monate 0—50 m gerechnet),

mittlere Volksdichte,

d. i. die mittlere Zahl der Gesamtmenge, bezogen auf eine gemeinsame Zone, der Einfachheit halber auf 50 m.

Um letztere Zahl zu erhalten, müssen wir uns die bewohnte Zone von 0—200 m gewissermaßen zusammengeschoben denken auf 0—50 m.

Nun tritt bei den Cyclotellen eine gewisse Schwierigkeit zutage. Die Wassertiefen, in welche die Ausgleichsströmungen im Laufe des Januar und Februar eindringen, sind natürlich schon von absinkenden Schalen erfüllt. Zu diesen mischen sich die durch die Strömungen hinabgetragenen. Dadurch wird verhindert, da eine Scheidung natürlich nicht möglich ist, für die Cyclotellen genaue Werte zu berechnen. Hingegen liegen bei *Chroococcus* die Verhältnisse klar und deutlich.

Die herbstliche Tiefengrenze der Cyclotellen lag, wie schon erwähnt, bei 50 m. Ende Dezember und Anfang Januar beginnen sich die Schichten unter dieser Tiefe allmählich mit lebenden Cyclotellen zu erfüllen, während vorher nur leere absinkende Schalen vorhanden waren; d. h. die Convectionsströmungen dringen in die Tiefe ein. Betrug der Prozentsatz der plasmaerfüllten Cyclotellen in den ersten Tagen des Januar etwa 10%, so sind es am 22. Januar bereits 45%. Dementsprechend sind sie in größeren Tiefen nachweisbar, z. B. 26. Januar 1912 bis 140 m. Die Ausgleichsströmungen nehmen ihren Fortgang, so daß wir am 3. April in 180 m Tiefe plasmaerfüllte Exemplare konstatieren können und zwar 10% der Gesamtzahl der Gehäuse (siehe auch Tabelle vom 6. bis 8. März 1912, S. 644). Mitte April beginnen die untersten Schichten allmählich zu veröden. Die Organismen, die die Wanderung in die Tiefe mitgemacht haben, sterben infolge der ungünstigen Bedingungen aus und Mitte Mai dürfte der Rückzug beendet sein, denn bei 70 m sind lebende Vertreter des Zentrifugenplanctons nicht mehr nachweisbar. Eine Grenze von 60 m hat sich also wieder eingestellt.

Analog mit dieser Erscheinung und im inneren Zusammenhange damit stehend ist die Verlegung der maximalen Zone. Die letzten Septembertage zeigen ein Cyclotellenmaximum in der Schicht von 10 m. Im Anfang Oktober schiebt es sich in die Schicht von 5 m und am 1. November 1911 erscheint die optimale Cyclotellenzone bei 2 m, die beibehalten wird bis über die Mitte des Dezembers.

Bei diesem Aufwärtswandern des Cyclotellenmaximums hat man natürlich nicht an eine aktive Bewegung zu denken. Die abnehmende Lichtintensität läßt allmählich die oberen Schichten in optimale Lebensbedingungen kommen, so daß eine Wucherung eintritt. Dabei findet ein gewisser Ausgleich durch die zunehmende Transparenz des Wassers statt, jedoch überwiegt die Abnahme der Lichtintensität, so daß ein Aufwärtsschieben des Cyclotellenmaximums eintritt. Diese Schichtung, mit einem ausgebildeten Optimum, wird aufgehoben durch die Convectionsströmungen. Die auf S. 644 u. 645 beigegebenen Tabellen

	Herbst: 7. Okt. 11. trüb.						Wintersanfang: 6. Dez. 11. Nebel.						
10 ccm	0 m	5 m	10 m	20 m	30 m	45 m	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	45 m
							75%	30%	35%	35%	50%	80%	100%[1]
Cyclotellen	2600	5450	4100	1400	400	200	1000	1000	750	750	800	240	100
Chroococc. lim.	100	450	420	1300	60	40	70	90	50	130	100	10	—
Gomph. lac.	50	80	280	40	—	—	10	20	—	80	20	30	—
Binucl. tatr.	—		60	170	10	—	10	20	40	40	10	—	-
Cryptom. ov.	10	20	—	-	--	—	10	100	180	40	10	30	--
Chromul. ov.	100	130	300	60	60	—	200	20	100	140	20	30	---
Mallomonas	—	20	--	—	---	—	—	--	—	-	—	—	—
Helcomast ov.	200	30	270	-	—	—	100	30	70	30	20	—	—

6.—8. März 12.

10 ccm	0 m	3 m	10 m	30 m	60 m	100 m	140 m	180 m
	40%	23%	27%	44%	65%	98%	97%	94%[1]
Cyclotellen	500	600	480	650	350	300	250	100
Chroococc. lim.	12	12	8	8	8	4	6	2
Gomph. lac.	6	-	4	2	—	-	2	--
Binucl. tatr.	15	6	15	10	15	6	1	2
Sphaer. Schr.	—	10	6	—	—	—	—	--
Chromul. ov.	310	430	520	180	130	50	50	4
Cryptom. ov.	4	12	12	6	4	12	1	—
Helcomast. ov.	20	70	20	8	4	—	—	
Mallomonas	2	8	4	-		–	—	--

Diese Zahlen durch Reduktion aus 30 ccm erhalten.

[1] Die %-Zahlen bedeuten hier und in den folgenden Tabellen den Teil der leeren Cyclotellen.

Aus 30 ccm reduziert.

	30. Mai 12. Himmel bedeckt.							2. Sept. 12. See leicht bewegt, trüb.						
10 ccm	0 m	5 m	10 m	20 m	30 m	50 m	70 m	0 m	5 m	10 m	20 m	30 m	50 m	70 m
	80 %	80 %	25 %	65 %	80 %	90 %	100 %	60 %	80 %	70 %	90 %	97 %	70 %	95 %
Cyclotellen	1180	1450	1850	1100	1200	500	270	500	1000	750	250	230	150	50
Synedra del.	60	25	25	15	7	10	6	—	—	—	—	—	—	—
Asterion. gr.	30	25	70	30	7	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Fragill. crot.	—	—	2	17	17	17	8	—	—	—	—	—	—	—
Gomph. lac.	10	12	20	7	—	2	—	60	20	90	60	5	2[1]	60[1]
Chroococc.lim.	—	20	7	2	—	—	2	250	250	180	200	15	15[2]	50[2]
Binucl. tatr.	70	35	85	25	10	3	1	—	—	—	—	—	—	—
Sphaer. Schr.	—	10	7	7	7	2	—	—	—	10	5	—	—	—
Chromul. ov.	40	2	5	—	5	—	—	20	—	—	10	30	—	—
Cryptom. ov.	6	4	10	—	—	2	—	—	5	5	—	5	—	—
Mallomonas	20	7	20	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Helcomast. ov.	10	2	10	40	2?	—	—	60	—	—	—	—	—	—
Cosmar. scen.	3	10	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cryptom. ov. var. cur.	—	—	—	—	—	Detritus sehr		180	—	—	—	—	—	—
Chromul. ver.	—	—	—	—	—	reichlich		50	60	10	—	—	—	—

werden rascher und vollständiger ein Bild der Verhältnisse entwerfen als Worte es können.

Der 6. Dezember 1911 zeigt schon den beginnenden Einfluß der Ausgleichsströmungen, indem eine fast gleichmäßige Schichtung von 0—20 m Tiefe herbeigeführt ist. Ein ganz andres Bild bietet die Tabelle vom 6. bis 8. März. Die Mischung ist eine vollständige; zugleich finden wir plasmaerfüllte Cyclotellen bis in die größten Tiefen verbreitet.

Diese Schichtung beginnt Mitte April sich zu verwischen. Die oberen Wasserzonen kommen wieder in bessere Lebensbedingungen, so daß allmählich eine Verteilung mit ausgeprägtem Maximum angestrebt wird. Wir sehen es auch bei 10 m ausgebildet.

Es bliebe nur übrig, die Verteilung des Hochsommers ins Auge zu fassen (Tab. 2. Sept., S. 645). Es zeigt sich hier, daß die lebenden Exemplare ungefähr von 0—10 m gleichmäßig verteilt sind, eventuell ein schwaches Maximum bei 5 m vorhanden ist. Das Optimum vom Mai ist verschwunden, ebenso findet sich keine Andeutung einer Anhäufung bei 10 m wie im Vorjahre. Erst am 16. September zeigt sich ein Maximum bei 5 m. Dies wird verständlich, wenn wir an die so extrem verschiedenen Jahre 1911/12 denken. Das Jahr 1911 mit seinem Übermaß von Licht und Wärme und 1912 so trübe und regnerisch.

[1] Degeneriert. 50 m und 70 m vom 30. Aug. 12.

[2] Entweder hellgelb = degeneriert oder dunkelgrün = Dunkelflora.

Werfen wir noch einen Blick auf die Kurve, welche die Volksdichte wiedergibt. Die erste Höhe im Verlaufe der Kurve dürfen wir nicht als Maximum in Anspruch nehmen, da unbekannt ist, welche Werte vorangehen, doch ist immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür vorhanden, da BRUTSCHY die stärkste Entwicklung der Diatomeen im Herbste vorfand. Ein zweites Maximum von den Cyclotellen liegt in den Monaten Mai bis Juni. Es fällt zusammen mit dem der andern Vertreter der Diatomeen, *Fragillaria crotonensis* und *Asterionella gracillima*, bei einer Wassertemperatur von etwa 15°.

BRUTSCHY schreibt in den »Monographischen Studien«: »Im Sommer dominieren Formen, die der geringeren Tragfähigkeit des Wassers am besten angepaßt sind. Hierbei gehört vor allem *Ceratium hirundinella*. Ihm gesellen sich Formen bei, die wie *Mallomonas* und *Notholca longispina* sich infolge ihres großen Formwiderstandes mit Erfolg der Sinkbewegung widersetzen sowie solche, die sich durch Eigenbewegung schwebend erhalten können.

In der kalten Jahreszeit werden diese Sommerorganismen von den im allgemeinen kälteliebenden Diatomeen verdrängt.«

Dieser Behauptung BRUTSCHYS kann ich nicht beipflichten. Es widerspricht ihr die Tatsache, daß sich ein ausgeprägtes Maximum von *Mallomonas* nachweisen ließ, welches in die Zeit vom 27. März bis 10. April fiel, also 1—1½ Monat vor das Diatomeenmaximum. Dadurch wird in Frage gestellt ob den Stacheln von *Mallomonas* wirklich die zugesprochene biologische Bedeutung zukommt. Bis zu einem gewissen Grade finden die eignen Beobachtungen Bestätigung durch die Tatsache, daß H. STEINER am Luganersee ein *Asterionella*-Maximum zur Zeit des Temperaturmaximums konstatierte.

Eine öfters beobachtete Tatsache ist vielleicht noch der Erwähnung wert. Die oberste Schicht wies bisweilen prozentual mehr leere Schalen auf als die darunter liegende 1—2 m Zone. Auch wurde Auxosporenbildung beobachtet.

Zusammenfassung:

Die untere Grenze der plasmaerfüllten Diatomeen befindet sich im Herbste, Oktober bis Dezember, bei etwa 50 m. Durch die Convectionsströmungen gelangen sie bis zum Grunde in den Monaten Januar bis April (—Mai).

Mai bis Oktober 1912 waren die lebenden Cyclotellen bis 60 m (—70 m) nachweisbar. Die Zeit des Maximums fiel nicht in die kälteste Periode, sondern in die Zeit des Monates Mai (—Juni) und eventuell

Herbst. Die Maxima der Verticalverteilung sind während der Sommerstagnation von der Lichtintensität abhängig. Im Herbste 1911 erfolgt Heraufschieben der optimalen Zone von 10 m auf 2 m. Mit den einsetzenden Convectionsströmungen werden die Maxima aufgehoben.

Synedra delicatissima, Asterionella gracillima, Fragillaria crotonensis.

Diese drei Vertreter der Diatomeen gehören nur zur Zeit ihrer maximalen Entwicklung dem Zentrifugenplancton an. Außer dieser Periode sind sie mittels Zentrifuge quantitativ nicht bestimmbar, auch nicht durch Verarbeiten von 30 ccm.

Synedra delicatissima wurde erst berücksichtigt, als sie in größeren Mengen auftrat; das war am 19. April 1912. Sie war damals in einer mittleren Volksdichte von 60 Individuen in 10 ccm vorhanden. Das erste Maximum finden wir im Mai (70 mittl. Volksd. in 10 ccm).

Es fällt zusammen mit dem der andern Diatomeen.

Es tritt dann continuierlicher Rückgang ein bis Mitte Juni (15 in 10 ccm mittl. Volksd.) um dann dem Hauptmaximum entgegenzugehen (95 mittl. Zahl in 10 ccm 5. Juli). Von dieser Höhe sank die Volksdichte herab; es war die zierliche Diatomee ab 24 August 1912 nicht mehr nachweisbar.

Die Tiefengrenze, bis zu der *Synedra* hinabsteigt, liegt bei rund 60 m. Sie ist nicht genau festzustellen, da eine Scheidung in plasmahaltige und leere Exemplare hier unmöglich ist. Die Tiefenlage des Maximums war keine konstante, wie bei den Cyclotellen der Fall war, sondern verhielt sich schwankend. Zumeist war die oberste

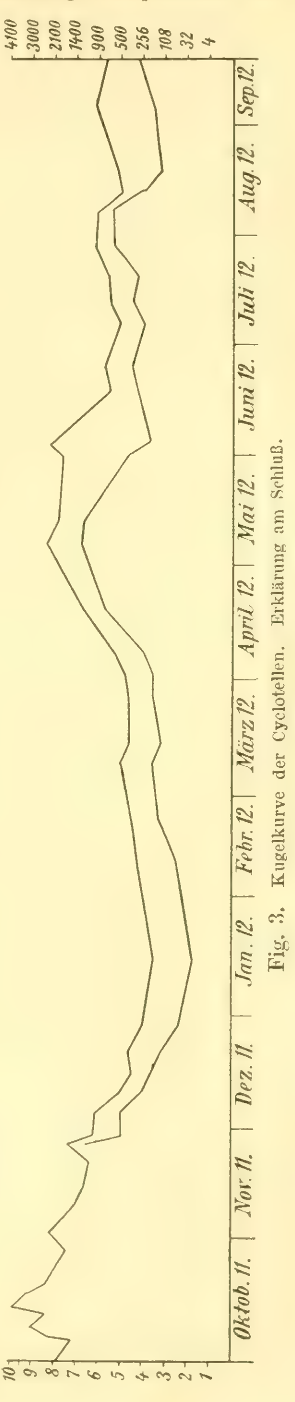


Fig. 3. Kugelkurve der Cyclotellen. Erklärung am Schluß.

10 m-Zone ziemlich gleichmäßig erfüllt. Zur Zeit der stärksten Wucherung war eine optimale Zone um 5 m ausgeprägt. Dieses Maximum sank unter gleichzeitiger Individuenabnahme in die 10 m-Schicht und war schließlich nochmals bei 20 m nachweisbar. Die Erscheinung ist so zu deuten, daß die toten Exemplare absinken und so ein Scheinmaximum vortäuschen.

Viel Analogie in der Erscheinungsweise zeigten die Diatomeen *Asterionella gracillima* und *Fragillaria crotonensis*. Beide traten zum ersten Male am 19. April 1912 in der Zentrifuge auf.

Die Zeit des Maximums von *Asterionella* fiel auf den 25. Mai bis 15. Juni (38 mittl. Dichte), das von *Fragillaria* auf den Anfang Mai und ging bis Mitte des Monats (35 mittl. Dichte). Zur optimalen Periode von *Asterionella* befindet sich *Fragillaria* bereits im Absterben und sinkt ab. Dieses Absterben scheint fast die ganze Masse gleichzeitig zu ergreifen. Die toten Exemplare sinken ab und täuschen ein Scheinmaximum vor. Mit dem Tiefersinken des Maximums werden zugleich die oberen Schichten von Individuen entblößt. Dadurch ist uns die Möglichkeit gegeben, ungefähr die Sinkgeschwindigkeit der beiden Formen zu bestimmen; ein Versuch, der natürlich mit der nötigen Vorsicht aufzunehmen ist.

30. Mai gibt die Verteilung des Maximums an. 3. Juni zeigt keine Änderung. Erst am 17. Juni finden wir das Maximum bei 20 m, am 26. Juni ist in gleicher Tiefe eine Anhäufung zu konstatieren, doch sind die oberen Schichten fast vollständig entblößt von Exemplaren. Das Maximum vom 26. Juni erklärt sich daraus, daß die Sinkgeschwindigkeit bei 6° geringer ist als die bei 11°. Zu bedenken ist auch, daß die Stichproben selten das absolute Maximum treffen, sondern nur ein relatives darstellen. In 14 Tagen (3. bis 17. Juni) ist die Hauptmenge von *Asterionella* abgesunken um etwa 10 m. In 9 Tagen (17. bis 26. Juni) ist die oberste Zone von etwa 8 m von Individuen entblößt und in den nächsten 15 Tagen sinkt das Maximum auf 30 m unter Auflösung von Individuen. Dies ergibt im Mittel etwa $\frac{10}{15}$—$\frac{8}{9}$ m für den Tag. Die Sinkgeschwindigkeit beträgt also $^2/_3$—1 m an einem Tage für Temperaturen zwischen 6° und 11°. Für niedrigere Temperaturen wird sich die Sinkgeschwindigkeit entsprechend vermindern. *Fragillaria* zeigt ein ähnliches Bild; es drängt sich der Eindruck auf, als ob die Gesamtmasse ohne ausgeprägtes Maximum sich im langsamen Absinken befände.

Die Bildung der Maxima von Cyclotellen, *Asterionella*, *Fragillaria* und das darauffolgende Absterben muß entsprechende Umwälzungen

	Asterionella					Temp.		*Fragillaria*			
30 ccm	30. Mai	3. Juni	17. Juni	26. Juni	11. Juli	17. Juni	30 ccm	3. Mai	10. Mai	22. Mai	30. Mai
0 m	90	80	45	—	5	17°	0 m	100	60	20	—
5 m	70	90	70	—	—	—	3 m	100	150	10	—
10 m	220	170	80	15	5	11°	10 m	100	150	60	5
20 m	90	80	200	130	5	6°	20 m	65	30	(50)	50
30 m	20	50	30	—	30	4,7°	30 m	30	30	(50)	50
50 m	20	?	?	—	5	—	50 m	(25)	—		50

Eingeklammerte Zahlen interpoliert.

im SiO_2-Gehalt des Seewassers hervorrufen. Das eine Mal findet sich das Siliciumdioxyd als geformte Substanz, das andre Mal gelöst vor. Es ist ein Faktor, der gewiß seine Rolle im Haushalt des Sees spielt, die zu überblicken wir jetzt außerstande sind.

Chroococcus limneticus var. *carneus* (Chod.) Lemm. = *Chroococcus minutus* var. *carneus* Chod.

Brutschy schreibt »*Chroococcus minutus* var. *carneus* ist mit Unterbrechungen, jedoch zu den verschiedensten Zeiten im Jahre aufgetreten, nimmt aber keinen wesentlichen Anteil an der Bildung des Gesamtplanctons.«

Diese Form fehlte nie in der Zentrifuge. Sie war neben *Chromulina ovalis* zahlenmäßig am stärksten im Plancton vertreten, wenn auch beide Formen quantitativ von den Cyclotellen überflügelt wurden. Die eignen Beobachtungen deuten einen recht regelmäßigen Verlauf in Entwicklung und Schichtung an.

Die herbstliche Schichtung weist ein ausgeprägtes Maximum in der Zone von 20 m auf (siehe Tabelle 7. Okt., S. 644).

Dieses hielt sich, wenn auch nicht so ausgesprochen, bis 7. November; dann nähert sich die Verteilung mehr und mehr einer gleichmäßigen. Es ist dies eine Folgeerscheinung der eintretenden Convectionsströmungen. Bei deren weiteren Eindringen erscheint auch diese Schizophycee in den entsprechenden Tiefen. So finden wir am 12. Januar *Chroococcus* bei 130 m. Dabei ist die Verteilung in den Schichten von 0—80 (—100 m) eine fast gleichmäßige zu nennen. Im März endlich (siehe Tab. 6. März, S. 644) ist diese Form im ganzen See nachweisbar. Ende März beginnen die untersten Schichten sich allmählich zu entvölkern und Mitte Mai ist ungefähr die alte Tiefengrenze von etwa 60 m wieder hergestellt. Im Sommer 1912 lag eine ziemlich gleichmäßige Schichtung von 0—20 m vor, bis im Herbste wieder die typische Schichtung mit Maximum angestrebt wird.

Die Vertreter von *Chroococcus*, die bei 50—70 m im Sommer und Herbste nachgewiesen wurden, waren zumeist hellgelb, es waren absterbende Exemplare, oder zeigten eine auffallend dunkelgrüne Farbe, eine Anpassung an die herrschenden Lichtverhältnisse als Dunkelflora.

Die eignen Angaben stehen im Gegensatz zu den Beobachtungen Brutschys. Brutschy schreibt: ». . . Auch die übrigen Chlorophyceen [vorher *Botryococcus Braunii* angeführt] und die Schizophyceen erreichen ihre untere Grenze zwischen 25 und 35 m. Die größte Tiefe erreichen die Diatomeen, die namentlich im Winter (max. Trans-

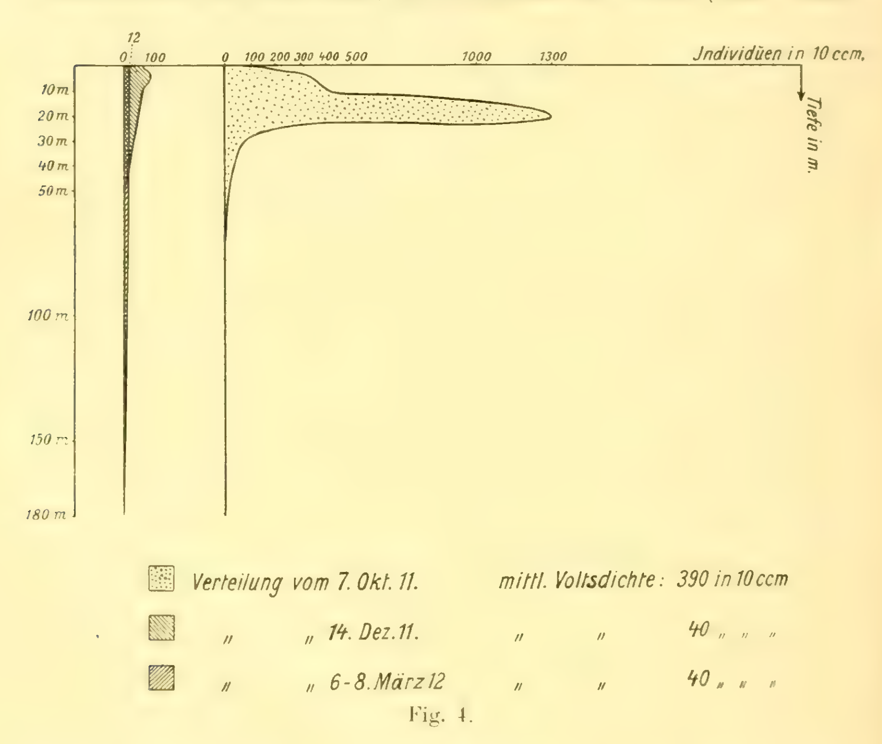


Fig. 4.

parenz) in 50 m Tiefe noch recht zahlreich zu finden sind.« Nach diesem Satze scheint Brutschy der Transparenz den größten Einfluß auf die winterliche Verteilung einzuräumen, weniger den Ausgleichsströmungen, die meiner Meinung nach für die Schichtung der Wintermonate ausschlaggebend sind.

Chroococcus wies im Herbste seine stärkste Entwicklung auf (5. bis 7. Okt. 1911 mittl. Volksdichte 390). Diese sank im Laufe des Herbstes auf 40 in 10 ccm (14. Dez. 1911) und hielt sich ungefähr auf dieser Höhe bis Ende März. In der Zeit von Dezember bis Ende März

ändert sich jedoch die mittlere Wohndichte (d. i. die Dichte bezogen auf den jeweils bewohnten Raum) gewaltig. Die Convectionsströmungen ziehen die bewohnte Schicht immer mehr auseinander, so daß die mittlere Wohndichte sinken muß, während die Gesamtmenge von *Chroococcus* sich gleich bleibt. Der Wohnraum vom Dezember ist fast vervierfacht im Monat März, die Verteilung muß bei gleichbleibender Gesamtzahl eine dünnere sein als wie im Dezember. Entnehmen wir im Winter, ohne die Gesamtverteilung genügend zu berücksichtigen, Proben, so wird ein Minimum vorgetäuscht. Das wahre Minimum fällt in die Zeit von Mitte April bis Anfang Juli. Dann setzte wieder Wucherung ein, um das Herbstmaximum anzustreben.

In die Zeit des Minimums von *Chroococcus* (Mai bis Juni) fällt das Frühjahrsmaximum von *Asterionella*, *Fragillaria* und der Cyclotellen. Ob dieses Aufeinanderfolgen in ursächlichem Zusammenhange, in gesetzmäßiger Abhängigkeit steht, wage ich nicht zu entscheiden.

Zusammenfassung:

Chroococcus limneticus var. *carneus* (Chod.) Lemm. zeigt seine stärkste Entwicklung im Herbst; das Minimum fällt in die Zeit vom April bis Juni (—Juli). (Kurve S. 654.)

Im Herbst ist eine ausgeprägte Schichtung mit deutlichem Maximum in der 20 m-Zone verhanden. Diese wird aufgehoben durch die Convectionsströmungen und die Verbreitung ist eine allgemeine im See. Die sommerliche Schichtung hat keine ausgeprägte optimale Schicht.

Gomphosphaeria lacustris.

Diese Schizophycee spielt bei weitem nicht die Rolle wie *Chroococcus* im Zugersee. Bei der Zählung wurde *Clathrocystis aeruginosa*, die in noch geringerem Maße auftrat, mit unter diese Form einbezogen, einerseits, weil oft eine Scheidung beider beim Zählen schwer war, anderseits, weil letztere quantitativ zu gering vertreten war.

In der Verticalverteilung finden wir in der Zone von 10 m meist ein schwaches Maximum angedeutet, das Anfang November ähnlich den Cyclotellen sich nach oben verlegte. Späterhin verwischte sich die optimale Zone oder war wenigstens nicht mehr nachweisbar. Die untere Grenze liegt im Herbst bei 40—50 m. 9. Januar 1912 war *Gomphosphaeria lac.* bis 70 m, 22. Februar 1912 bis 100 m und im März bis 140 m nachweisbar. Zweifellos ist sie mit den Strömungen bis auf den Grund gewandert, war aber in so geringer Zahl vertreten, daß der Nachweis ausblieb.

Anfang Mai ist der Rückzug vollendet und wir finden sie in der gewohnten Schicht von 0—50 m. Im Sommer zeigte sich ein Maximum wieder bei 10 m mit ziemlicher Regelmäßigkeit.

Die stärkste Entwicklung fiel ähnlich wie bei *Chroococcus* in den Herbst. Vom Dezember 1911 bis Juni 1912 zeigte *Gomphosphaeria* eine Volksdichte von 5—10 Individuen in 10 ccm. Mitte Juli begann der Anstieg. Er erreichte am 16. September 1912 die mittlere Volksdichte von 70, d. i. die gleiche Höhe wie am 28. September des Vorjahres. Die stärkste Entwicklung, die je nachgewiesen wurde, betrug 100 als mittlere Dichte (9. November 1911).

Chromulina ovalis Klebs.

Diese Chrysomonade ist der einzige Flagellat, der in keinem Fange fehlte. Er ist also eine wichtige Komponente im Zentrifugenplancton und seine Ausschaltung durch methodische Unzulänglichkeit muß den Charakter des Planctons falsch wiedergeben. Unsere Methoden, Filtrieren, Zentrifugieren und Fänge mittels Netz, geben stets nur Ausschnitte aus dem Gesamtbilde, das nur mit der nötigen Vorsicht zusammengesetzt werden kann.

Die saisonelle Verticalverteilung verläuft wie bei den schon genannten Formen, so daß sich ein näheres Eingehen unnötig macht.

Die bemerkenswerteste Eigenschaft von *Chromulina* ist die Phototaxis, und zwar reagiert dieser Flagellat negativ phototaktisch. Wir finden bei hellem Sonnenschein die obersten Schichten frei, während in der Nacht sich eine mehr gleichmäßige Verteilung einstellt.

	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	
4. Juli 12.	300	(300)	280	130	verloren	Sternenschein etwa 11—½1 Nachtfang
5. Juli 12.	—	(50)	100	200	260	hell und sonnig. Tagfang 11—12 Stunden später

Eingeklammerte Zahlen durch Interpolation gefunden.

Es macht den Eindruck, als ob die ganze Masse sich um 3(—5)m nach oben verschiebt. Immerhin ist die Bewegungskraft der Flagellaten nicht stark genug, um den winterlichen Strömungen widerstehen zu können. Nicht verschwiegen sei, daß die Einstellung auf die Lichtintensität nicht immer so exakt erfolgte wie im vorliegenden Beispiele. Die Verschmutzung des Sees durch mineralische Stoffe und Detritus spielt zweifellos eine Rolle. Die Chrysomonaden ziehen reines Wasser

vor. Am 17. Juni nahm *Chromulina ovalis* folgende Verticalverteilung ein.

0 m	5 m	10 m	20 m	
170	—	—	40	Exempl. in 10 ccm
	viel	viel Detritus	wenig	

An den Tagen vorher hatten schwere Wetter gewütet. Die stark angeschwollenen Wildbäche brachten von den Hängen des Zugerberges und der Rigi mit Lehm und mineralischen Detritus beladenes Wasser in den See, der weithin gelbbraun gefärbt wurde. Allmählich sanken diese detrituserfüllten Schichten ab. *Chromulina* zeigte sich im detritusarmen Wasser.

Ein Blick auf die Kurve der mittleren Volksdichte belehrt uns, daß die *Chromulina* ein ausgeprägtes Wintermaximum besitzt, wie dies auch die Tabellen vom 6. bis 8. März im Vergleich zu den übrigen zeigen. Wir finden sie in der Tiefe von 100 m stärker vertreten als im Dezember in den Schichten zwischen 20—40 m.

Am 14. März 1912 war das größte je beobachtete Maximum; die Verteilung folgende:

	0 m	3 m	10 m	15 m	30 m	60 m	140 m	180 m	30 ccm
Chromul. ov.	100	1100	1750	850	?	200	80	20	14. März
Mallomonas	—	60	50	30	?	—	—	—	14. März
Mallomonas	530	280	330	?	15	—	—	—	27. März
Chromul. ov.	5	10	50	?	120	100	30	5	27. März

Am 27. März 1912, die Zwischenzeit war von stürmischem Wetter erfüllt, sehen wir *Chromulina* von ihrer Höhe gestürzt; an ihre Stelle ist *Mallomonas* getreten. Eine fast vollständige Verdrängung hat stattgefunden.

30 ccm		0 m	3 m	10 m
29. März. 12.	*Chromul. ov.*	—	5	300
	Mallomonas	1400	1100	650

Beide Formen scheinen also nicht in größeren Dichten nebeneinander existieren zu können. In den unteren Schichten unter 40 m erhält sich *Chromulina* (siehe 27. März), da sich die Entwicklung

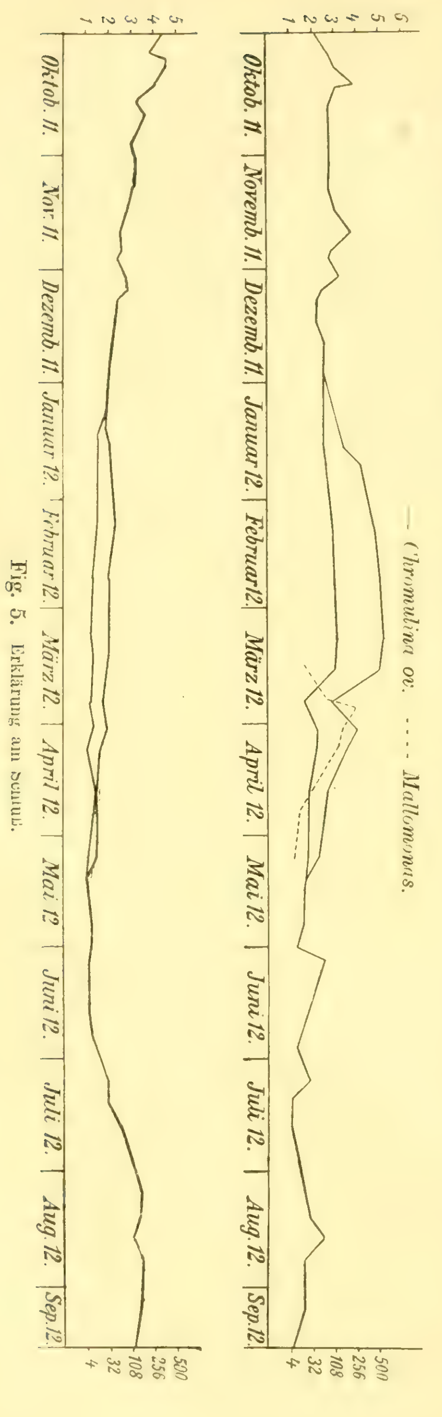


Fig. 5. Erklärung am Schluß.

von *Mallomonas* auf die oberen 40 m beschränkt. Ist diese Unterdrückung von *Chromulina ovalis* durch eine nahe Verwandte, die in mancher Beziehung an den Daseinskampf zwischen *Mus rattus* und *Mus decumanus* erinnert, durch Übervölkerung zu erklären, wobei *Mallomonas* als die besser angepaßte Form den Sieg davonträgt? Beides sind assimilierende Formen mit holophytischer Ernährung. Hierbei käme der Kohlendioxydgehalt in Frage. Es hat diese Annahme wenig für sich, da der See imstande ist, größere Quantitäten assimilierender Organismen zu produzieren. So rasch, wie sich *Mallomonas* entwickelte, ebenso schnell vollzog sich der Abfall.

Zusammenfassung:

Die negativ phototaktische *Chromulina ovalis* ist der häufigste Vertreter der Flagellaten im Zugersee. Die sommerliche Tiefengrenze liegt bei 35—40 m; im Winter ist diese Form im ganzen See verbreitet. Die stärkste Entwicklung zeigt sich im Winter, ungefähr zur Zeit, wo der See von der Oberfläche bis zum Grunde fast gleichmäßig temperiert war.

Chromulina verrucosa Klebs.

Diese Chrysomonade trat auf im August und September 1912.

Zu andern Zeiten blieb der Nachweis aus. Damit soll nicht gesagt sein, daß dieser Flagellat fehlte, sondern nur, daß er sich infolge seines minimalen Auftretens der Beobachtung entzog.

Die untere Grenze von *Chromulina verrucosa* liegt bei etwa 15 m, zur Zeit des Maximums bei etwas mehr als 20 m.

7. August 1912 0 m : 250. | 5 m : 150. | 10 m : 5. | 20 m : 5 in 10 ccm.

Bei trübem und dunstigem Wetter liegt das Maximum an der Oberfläche.

3. August: 0 m : 280. | 1 m : 100. | 2 m : 100. | 5 m : 100 in 10 ccm.

Bei hellem Sonnenschein weichen die Chrysomonaden von der Oberfläche zurück. Vom Maximum sank die Volksdichte wieder herab und nahm am 16. September 1912 folgende Verteilung ein:

0 m : —. | 5 m : 30. | 10 m : 60. | 20 m : —.

Mallomonas producta.

Darin sind inbegriffen die übrigen Species, die beim Zählen nicht zu trennen sind. Außer zu Zeiten des Maximums trat *Mallomonas* in so geringen Zahlen auf, daß diese nicht große Sicherheit beanspruchen dürfen. Die Zahlen schwanken vom Oktober 1911 bis März 1912 zwischen zwei bis sechs Exemplaren in 10 ccm. Im März vollzog sich der rasche Anstieg und die Verdrängung von *Chromulina ovalis*. Das stärkste beobachtete Maximum fiel auf den 29. März mit 290. Dann begann ein rascher Abfall mit einigen Schwankungen auf die Dichte des Vorjahres.

Mallomonas scheint noch mehr als *Chromulina* die oberflächlichen Schichten zu bevorzugen. Im Sommer 1912 konnte ich diesen Organismus fast nie bei 30 m nachweisen, ebenso ging sie zu Zeiten des Maximums kaum tiefer als 35 m. Zur Zeit der stärksten Entwicklung waren bereits die Convectionsströmungen vorüber, und in der Minimumperiode waren deren Einflüsse auf die Verteilung nicht nachweisbar.

Das Maximum der Verticalverteilung lag zumeist nahe der Oberfläche oder es waren die oberflächlichen Schichten bis zu 10 m fast gleichmäßig erfüllt.

Die Frage über die biologische Bedeutung der Stacheln ist bereits angeschnitten worden. Ob ihnen die Aufgabe, die Schwebfähigkeit zu erhöhen, wirklich oder als einziger Zweck zukommt, ist zweifelhaft, da doch die stärkste Entwicklung noch in die kalte Jahreszeit fällt. Die Temperatur betrug etwa 7°. Und daß *Mallomonas* ein den Verhältnissen angepaßter Organismus ist, beweist die Verdrängung der verwandten *Chromulina*. *Mallomonas* ist eine mit Geißeln ausgestattete Form,

die rascher Bewegung fähig ist, wie die Beobachtungen im Mikroskop lehren. Der Panzer und die Stacheln müssen eher, wenn wir an die starke Viskosität des Wassers von 7° denken, als ein der Fortbewegung hinderlicher Ballast erscheinen. Doch das Gesetz der Sparsamkeit in der Natur verlangt, derartige Gebilde als in sich begründete und nicht als zufällige aufzufassen.

Cryptomonas ovata.

In der Entwicklung bleibt *Cryptomonas* weit hinter *Chromulina ovalis* zurück. Die Reinheit und Klarheit des Zugersees mögen dazu Bedingung sein, denn die *Cryptomonas*-Formen sind am zahlreichsten vertreten in verschmutztem Wasser. Anderseits verstehen wir die reiche Entwicklung von *Chromulina* und der Dinobryon-Species — der Zugersee gehört zu den Dinobryonseen — die zu ihrer Entfaltung reines Wasser benötigen.

Die mittlere Wohndichte schwankt vom September 1911 bis Mitte November 1911 zwischen 5—20 Individuen in 10 ccm. Dann steigt sie an und erreicht ihr Maximum mit etwa 70 am 4. bis 6. Dezember 1911 (*Chromulina* 570), um wieder auf die alte Dichte herabzusinken. Ein zweites Maximum, von gleicher Höhe, aber nicht sicher nachgewiesen, fiel auf den Anfang Februar 1912. Dann schwanken die Zahlen zwischen 10—40, um in der Zeit von Juli bis September 1912 auf 1 herabzusinken und oft sich dem Nachweis zu entziehen. Die untere Grenze konnte im Sommer und Herbst wegen Seltenheit nicht bestimmt werden, wird wohl in der Tiefe von 40—50 m liegen.

Die Convectionsströmungen ziehen *Cryptomonas* in ihr Bereich. Am 9. Januar 1912 war dieser Organismus nachweisbar in einer Tiefe von 100 m (3 in 10 ccm), am 12. Januar in gleicher Zahl bei 140 m. In den Grundproben (etwa 190 m) war der Flagellat gleichfalls vertreten und zwar in 30 ccm ein Exemplar. Bereits Anfang März ist *Cryptomonas ovata* in den untersten Schichten nicht mehr nachweisbar. Die Widerstandskraft gegen die ungünstigen Bedingungen scheint eine geringere zu sein als wie bei *Chromulina.*

Binuclearia tatrana.

Bei dieser Form ist die Species noch nicht ganz sicher gestellt. Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Brutschy ist es »*tatrana*«, nach Ansicht von Herrn Prof. Bachmann stellt sie eventuell eine neue Species dar. Wegen Literaturmangels konnte kein Entscheid gefällt werden.

In der Erscheinungsweise zeigt *Binuclearia* manche Analogie mit *Chroococcus limneticus* var. *carneus*. Dies tritt besonders in der Verticalverteilung hervor. Die herbstlichen Optima fallen zusammen, beide finden wir in einer Tiefe von etwa 20 m entwickelt. In dieser Schicht konstatieren wir das Maximum bis zum Anfang des November 1911. Dann nahm die Verteilung einen mehr gleichmäßigen Charakter an; die eintretenden Strömungen sind auch hier der Grund. Und letztere führen diese Alge in die Tiefen des Sees. Im Mai finden wir ein Optimum bei 10 m angedeutet.

Binuclearia entwickelte im Zugersee in ihrem saisonellen Auftreten zwei schwache Maxima. Das herbstliche trat auf in den Monaten Oktober und November mit 40 und 60 als mittlere Volksdichte. Dann folgte ein winterliches Minimum (5—20). Mai und Juni ließ ein Frühlingsmaximum konstatieren (50 mittl. Dichte). Es setzte eine Periode der Degeneration ein und vom 28. Juli entzog sich *Binuclearia* dem Nachweis mittels Zentrifuge.

Sphaerocystis Schröteri.

Nur zur Zeit des Maximums war diese Grünalge in genügender Anzahl vorhanden, um Berücksichtigung zu finden. Dieses fiel in die Zeit des April und stimmt ungefähr mit Brutschys Angaben überein. Die Verteilung war am 24. April folgende:

0 m : 10. | 3 m : 10. | 10 m : 40. | 20 : m 25. | 30 m : 2.

Exemplare in 10 ccm (gefunden durch Reduktion aus 30 ccm). Es setzte dann eine kontinuierliche Abnahme ein, dabei blieb das relative Maximum bei 10 m Tiefe erhalten. Im Juni schien eine mehr gleichmäßige Verteilung vorzuliegen, jedoch entzog sich diese Form an der Oberfläche zumeist der quantitativen Bestimmung. Ich kann den Satz Brutschys: »Sie ist am zahlreichsten an der Oberfläche und gedeiht bis 20 m«, nicht unbestritten lassen.

Die Chlorophycee: *Oocystis lacustris* Chod. und die Conjugate: *Cosmarium scenedesmus* Delph. ließen sich ab und zu nachweisen. Jedoch war das Auftreten ein zu seltenes, als daraus Schlüsse hätten gezogen werden können.

Gymnodinium minimum.

Die Verteilung dieses chromatophorenfreien *Gymnodiniums* scheint mit dem Nahrungsbereich zusammenzufallen. Es scheint in der Auswahl keine Anforderungen zu stellen. Einmal fand sich ein Stück von einem *Binuclearia*-Faden in der Zelle. Auch kann diese Form

den Convectionsströmungen nicht wiederstehen. Es ließ sich Anfang Februar 1912 in 180 m Tiefe nachweisen; am 15. Februar war es relativ häufig, 30—40 Exemplare in 30 ccm, in genannter Tiefe vertreten.

Die optimale Schicht der Verticalverteilung ließ sich nur zur Zeit der stärksten Entwicklung feststellen. Die am dichtesten bevölkerte Zone lag stets an der Oberfläche. Die stärkste Entwicklung fiel in die Mitte März bis Anfang April. 14. März 1912: mittlere Volksdichte 50 in 10 ccm; 27. März 1912: 25; 6. April: .30. Außer dieser Zeit bewegten sich die Zahlen unter 10.

Horizontalverteilung.

Bei der großen Schwierigkeit, das Boot auf gleicher Stelle zu halten, oder gar denselben Ort der vorhergehenden Fänge zu treffen, müssen wir mit einer gleichmäßigen Verteilung rechnen. Wäre Schwarmbildung vorhanden, so hätte sich diese bei der großen Anzahl von Fängen wenigstens einmal geltend machen müssen. Aber es zeigt sich, daß, bei einer starken Vermehrung diese das ganze Gebiet ergreift und stets an mehreren Fangtagen, wie bei *Mallomonas*, oder Wochen hindurch gleichmäßig zu beobachten ist, wie bei *Chromulina* und *Chroococcus*.

Das gleichmäßige Verhalten der großen und tiefen Seen, deren physikalische Änderungen sich nur langsam vollziehen und deren Reaktion auf äußere Umwälzungen, wie der Temperatur, nur träge erfolgt, setzt schon eine Horizontalverteilung ohne Schwarmbildung voraus. An aktive Zusammenscharung der schwebenden, unbeweglichen Nannoplanctonten ist nicht zu denken, höchstens käme dies bei den Flagellaten in Betracht.

Zur Illustration der Verhältnisse seien einige vergleichende Oberflächenproben hierher gesetzt. Es sei in Erinnerung gebracht, daß die Uferwände steil und jäh sind.

Kleine Zahlen können naturgemäß kein Kriterium abgeben.

Beim Durchmustern nachstehender Tabelle ergibt sich gleichmäßige Verteilung bis an die Uferwände heran, außer für die Cyclotellen und *Helcomastix*.

Die Cyclotellen zeigen gleichmäßige Verteilung oder wie die zwei letzten Fänge lehren, eine Abnahme gegen das Ufer. *Helcomastix* weist eine Zunahme gegen das Ufer auf. Dieser farblose Flagellat scheint in dem mit Detritus und Nährstoffen beladenem Uferwasser bessere Existenzbedingungen zu finden als in der Planctonzone.

U = Uferzone, neben Ufermauern geschöpft; Pl = Planctonzone.

U	Pl	U	Pl	U	Pl	30 ccm
3300	3000	2900	5500	900	1650	*Cyclotellen*
—	—	110	160	—	—	*Asterionella gr.*
240	180	140	330	20	35	*Synedra del.*
25	—	—	20	670	800	*Chroococcus lim. v. carn.*
15	—	10	50	80	60	*Gomphosph. lac.*
45	30	30	10	35	20	*Sphaerocyst. Schr.*
120	45	50	150	—	—	*Binucl. tart.*
550	90	80	60	320	270	*Chromul. ov.*
—	—	—	—	730	800	*Chromul. verr.*
—	—	—	—	115	80	*Cryptomonas ov.*
45	20	60	20	115	5	*Helcomastix ov.*
—	—	80	90	—	—	*Mallomonas*
4340	3365	3460	6390	2975	5720	

Bei *Binuclearia* stehen sich zwei entgegengesetzte Resultate gegenüber. *Chromulina* zeigt mehr eine Tendenz zu gleichmäßiger Horizontalverteilung in beiden letzten Fällen, die das erste Resultat wieder abschwächen. Wir dürfen wohl von gleichmäßiger Horizontalverteilung die sich bei steilen Ufern bis in diese Region erstreckt, sprechen. Nur daß die Cyclotellen eine Abnahme erfahren, die aber nicht unter den Begriff der Schwarmbildung fällt.

Anhang:

Es sei noch kurz die Entwicklung der *Dinobryon socialis*-Gruppe angeführt, durch welche der Zugersee seine Zugehörigkeit zu den Dinobryonseen dokumentiert. Diese Formen gehören nicht mehr dem eigentlichen Zentrifugenplancton an. Die Wucherung setzte ungefähr in der Mitte des Oktober 1911 ein. Die Zahlen sind gewonnen durch Filtration von 20 Liter Seewasser durch das Netz ohne Berücksichtigung des Filtrationscoefficienten.

Bei 10 m waren am 17. Oktober etwa 100 Dinobryenkolonien in 20 Liter vertreten. Die Wucherung schritt fort und wir finden die stärkste Entwicklung in der Tiefe von 5—10 m. Am 7. November 1911 lag das Maximum vor.

0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	45 m	20 Liter
1650	2200	2000	2400	300	?	?	7. Nov. 11
?	1850	1450	1600	200	20	10	9. Nov. 11

Schon am 9. November zeigt sich ein Rückgang und am 28. November finden wir 40 Kolonien bei 10 m in 20 Liter. Der Anstieg zum Maximum und der Abfall vollzog sich fast in gleichen Zeiträumen.

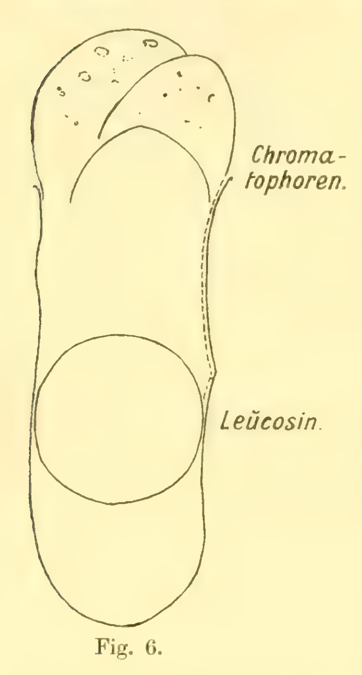


Fig. 6.

Einmal kam ein Dinobryon aus etwa 180 m Tiefe zur Beobachtung, das kein zugespitztes, sondern abgerundetes Gehäuse zeigte. Der Flagellat entschlüpfte während der Beobachtung dem Gehäuse und wurde in dem Moment gezeichnet. Es stellt diese einmal beobachtete Form wahrscheinlich die Keimung der Spore dar.

Ceratium hirundinella wurde nur im Herbste 1911 in die Untersuchung einbezogen. Die Zahlen können einer Kritik nicht standhalten, da ein unbestimmbarer Teil in den Netzwänden hängen bleibt und für die Zählung verloren geht.

Die optimale Zone zeigte sich mit ziemlicher Konstanz bei 5—10 m.

Als Beispiel seien die beiden beobachteten Maxima 1911 angeführt, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß ein sommerliches Maximum vorausgegangen ist.

	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	35 m	
13. Okt. 11	?	1200	2450	3250	1650	700	20 Liter
27. Okt. 11	?	3250	3300	1800	800	400	

Es setzte dann starker Rückgang ein; am 9. November waren etwa 1000 Exemplare in 20 Liter vorhanden.

In den Monaten Dezember bis Februar wurde in den oberflächlichen Schichten *Anabaena flos aquae*, vergesellschaftet mit *Botryococcus Braunii* beobachtet.

Anabaena flos aquae sedimentierte sich nicht beim Zentrifugieren. Es waren in einem von der Oberfläche geschöpften Liter 50—70 dem Auge sichtbare Kolonien vertreten. Bei diesen Formen könnte man eventuell von einer passiven Schwarmbildung sprechen. Als gut an-

gepaßte Schwimmer halten sie sich nahe der Oberfläche auf und werden durch Wind in Buchten zusammengetrieben. Am Landungsplatze in Zug war nach S.-W.-Winden ein Streifen faulender Anabaenen im Ufersande aufzufinden. Wind und oberflächliche Strömungen können im Limneticum Anhäufungen, wenn auch nicht sehr ausgeprägt, herbeiführen.

Überblicken wir kurz das Nannoplancton in seiner Zusammensetzung zu einander.

Von den Formen, die im Zentrifugenplancton auftraten, sind grüne oder blaugrüne.

Schizophyceae:

Chroococcus limneticus var. *carneus.*
Gomphosphaeria lacustris.
Clathrocystis aeruginosa.

Flagellaten:

Cryptomonas ovata.
Cryptomonas ovata var. *curvata.*

Chlorophyceen und Conjugaten:

Sphaerocystis Schroeteri;
Binuclearia tartrana,
Oocystis lacustris,
Botryococcus Braunii,
Chlamydomonaden,
Cosmarium scenedesmus.

An Formen mit gelben Chromatophoren waren vorhanden.

Diatomeen:

Cyclotella,
Synedra delicatissima,
Fragillaria crotonensis,
Asterionella gracillima.

Flagellaten:

Chromulina ovalis,
Chromulina verrucosa,
Mallomonas,

dazu treten die Dinobryen und die verschiedenen Peridineenspecies.

Von den grünen und blaugrünen Formen sind von Bedeutung:

Chroococcus limneticus var. *carneus.*

Maximum: 390, erste Hälfte des Oktober.

An Bedeutung treten zurück

Gomphosphaeria lacustris und

Clathrocystis aeruginosa.

Maximum 80—100 in den ersten Hälfte des Oktober und in der ersten Novemberwoche

Cryptomonas ovata und

Cryptomonas ovata var. *curvata.*

Maximum 70 im Anfang Dezember und Maximum 60 Ende Juli

Binuclearia tartrana.

Maximum 40—60 erste Hälfte des Oktober und November

Sphaerocystis Schroeteri, Maximum April.

Die übrigen Formen treten zurück.

Von den Formen mit gelben Chromatophoren sind die wichtigsten:

Cyclotellen:

Herbstmaximum etwa 1400—1700, Mitte Oktober;

Frühjahrsmaximum 1150, Anfang Mai.

Dazu treten *Synedra, Fragillaria* und *Asterionella.*

Die Diatomeen weisen quantitativ die höchsten Zahlen auf.

Chromulina ovalis.

Maximum: 570 im März.

Wir finden beim Vergleichen beider Gruppen ein zahlenmäßiges Überwiegen der gelben Formen ausgeprägt und einen größeren Formenreichtum angedeutet. Diese Erscheinung wird sich auf die Reinheit und Klarheit des Wassers zurückführen lassen. Beweis dafür ist auch, daß die gelben Formen ihre stärkste Entwicklung im Winter oder kurz vorher oder nachher aufweisen, also zur Zeit der größten Transparenz und Klarheit. Ob ein innerer Zusammenhang zwischen Lichtverhältnissen, wie Absorption der verschiedenen Lichtstrahlen durch das Wasser, Transparenz usw. und der Ausbildung der gelben Chromatophoren besteht, kann nicht entschieden werden.

Werfen wir noch einen Blick auf die Mengenverhältnisse in Seen und Tümpeln. Colditz und ich hatten im Jahre 1911 in den Teichen zu Cospuden bei Leipzig Beobachtungen angestellt. Ein Beispiel wird uns die Gegensätze vor Augen führen (nebenstehende Tabelle, oben).

Wir sehen, wie sich das Verhältnis zugunsten der saprophytischen *Cryptomonas-* und *Euglena-*Formen verschoben hat und wie gelbe Formen quantitativ und qualitativ in den Hintergrund treten. Zugleich fallen die starken Unterschiede in der Quantität des Nannoplanctons auf. Das läßt einen Rückschluß zu auf den Gehalt an organischen

	Crypt. ov.	*Scened. 4 caud.*	Diatomeen	Englenen	
0 m	11000	1100	100	950	in 10 ccm
1/2 m	18500	1100	180	4800	22. Juni 11 $19^3/_4$° C.
0 m	400	1000	370	370	in 10 ccm
1/2 m	700	3500	330	1850	27. Juni 11 20° C.

Nährstoffen in gelöster Form. Im Zugersee waren Bodoformen und deren biologische Verwandte selten. Die Keimzahl ist, wie NUSSBAUMER darlegte, ebenfalls eine sehr geringe.

Auch derartige gewaltige Differenzen, wie sie sich hier in kurzer Zeit ausbilden, vermissen wir im Haushalt großer Seen, abgesehen von Ereignissen wie die Verdrängung von *Chromulina* durch *Mallomonas*. Wir sehen vielmehr das Ansteigen zum Maximum und den Abfall sich in ziemlich ruhiger Weise vollziehen. Die großen Wassermassen stellen den kleinen Teichen und Tümpeln gegenüber ein träges Medium dar. Sie sind den äußeren physikalischen Schwankungen, der Beeinflussung durch Abwässer viel weniger unterworfen als ein kleines Becken. (siehe Kurven).

Die Jahre 1911/12 stellen starke Extreme dar inbezug auf Wärme und Besonnung. Der Einfluß, der hierdurch zum Ausdruck kam, äußerte sich mehr nach der quantitativen Seite als nach der qualitativen. Die Verteilung zeigt sich am Anfang und Ende der Untersuchung als fast die gleiche.

	Cyclotellen		*Chroocc. lim. v. ca.*		*Gomphosph. lac.*		*Chromul. ovalis*	
	1911	1912	1911	1912	1911	1912	1911	1912
0 m	2500 [1]	500 [1]	380	150	80	90	—	20
2 m	2400	(750)	260	(140)	80	(70)	20	—
5 m	2100	950	300	140	70	50	70	5
10 m	4300	850	550	130	140	90	70	5
20 m	250	370	370	240	30	80	—	5
30 m	150	230	70	30	—	15	—	5
	11700	3650	1930	860	400	395	160	40

eingeklammerte Zahlen interpoliert.

Die stärksten quantitativen Unterschiede zeigen sich bei den Cyclotellen. 1911 tritt das Maximum in der 10 m-Zone auf, hingegen

[1] 1. Reihe: 28. Sept. 11. — 2. Reihe: 16. Sept. 12.

liegt es 1912 noch zwischen 5 und 10 m. Bei *Chroococcus* finden wir charakteristische, fast gleichmäßige sommerliche Verteilung trotz quantitativer Unterschiede. Bei *Gomphosphaeria lacustris* bereitet sich 1911 das Maximum bei 10 m vor, welches 1912 noch nicht zur Ausbildung gelangt ist.

Es ist hier vielleicht der Ort, die Ernährungsbedingungen in der Tiefe einer kurzen Erörterung zu unterziehen. Die Convectionsströmungen hatten das in den oberen Schichten angesammelte Nannoplancton bis zum Grunde verbreitet. Die assimilierenden Formen, Flagellaten, Schizophyceen und Diatomeen, werden aus Zonen, in denen sie ihre Lebenstätigkeit voll entfalten können, in Regionen geführt, die für die Aneignung des Kohlendioxyds immer ungünstiger werden. Die allein ausnutzbaren gelben und roten Strahlen dringen bekanntlich am wenigsten tief ein, während die violetten nicht so rasch verschluckt werden. Dazu tritt im Winter die geringe Erhebung der Sonne über den Horizont, kurze Belichtungsdauer und die häufige Nebelbedeckung. Ausgleichend wirkt die größere winterliche Transparenz, die den drei- bis vierfachen Wert der sommerlichen erreicht. Immerhin muß die große Tiefe von 180—200 m Bedenken erregen. Für einen Organismus wie *Cryptomonas ovata* ist der Übergang von holophytischer Ernährungsweise nicht unwahrscheinlich. Weist doch das massenhafte Auftreten in gedüngten Teichen und Tümpeln usw. auf die Fähigkeit der Ausnutzung organischer Nährflüssigkeit hin. Gleiches könnten wir auch *Chromulina ovalis* zugestehen, wenn auch hier sichere Beobachtungen nicht vorliegen.

Größere Schwierigkeiten bereiten dieser Annahme die Diatomeen und die Schizophyceen. Unter den Diatomeen nützen die *Nitzschia*-Arten organische Nährlösung aus. Von Cyanophyceen meldet Pringsheim allerdings, daß drei reinkultivierte Species von *Oscillaria* und *Nostoc* sich im Dunkeln wohl wochenlang lebend hielten, ohne sich aber zu entwickeln.

Auch weist die so häufige Symbiose von Ciliaten mit Grünalgen darauf hin, daß wir diesen niederen Algen die Fähigkeit, sich in zweifacher Weise zu ernähren, nicht ohne weiteres absprechen dürfen.

Sind wir aber genötigt, in vorliegendem Falle zu dieser Annahme zu greifen, um die Fortdauer der assimilierenden Formen in der Tiefe zu erklären?

Erinnern wir uns an *Chroococcus limneticus* var. *carneus*. Diese Form hatte ich in zweifellos lebenden Exemplaren im Sommer 1912 noch bis 70 m Tiefe nachgewiesen. Die sommerliche Transparenz des

30. Mai 12: trüb, bedeckt. 20 Liter.

30 ccm	*Cyclotellen*	*Synedra del.*	*Aster. grac.*	*Chrooc. lim.*	*Gomphosph. u. Clathroe*	*Binuel. tart.*	*Sphaer. Schr.*	*Chromuli or.*	*Heleom. or.*	*Mallomonas*		*Daphnia hya.*	*Bosmina corg.*	*Diapt. grac.*	*Diapt. lac.*	*Cyclops leuck.*	junge *Diapt.*	junge *Cyclops*	*Nauplien*	S. s. 20 l.
0 m	3500	170	90	—	30	220	—	120	30	60	80 %	1 jg.	—	—	—	—	1	1	16	19
5 m	4400	140	70	60	35	100	30	5	5	20	80 %	10 jg.	3	—	—	12	7	14	150	196
10 m	5000	140	220	20	60	250	20	10	30	60	25 %	3	1	—	—	9	48	56	36	153
20 m	3250	40	90	10	20	80	20	—	10	5	63 %	7	21	3	—	6	74	17	80	208
30 m	3700	20	20	—	—	30	20	10	—	—	75 %	7 jg.	17	3	—	3	74	1	65	170
50 m	1600	30	20	—	—	20	5	—	—	—	90 %	—	1	1	1 ♀	—	28	—	20	51
70 m	750	20	—	5	—	10	—	5?	—	—	100 %	—	1	—	—	—	4	—	5	10

Die Prozentzahlen bedeuten % leerer Gehäuse von *Cyclotellen*.

17. Juni und 18. Juni: See durch Wildbäche verschmutzt.

30 ccm	*Cyclotellen*	*Synedra del.*	*Aster. grac.*	*Fragill. crot.*	*Chrooc. lim.*	*Gomph. lac.*	*Binuel. tart.*	*Sphaer. Schr.*	*Chrom. oval*	*Cryptom. or. v. curv.*	*Mallomonas*	*Cosmar. scen.*		*Daph. hyal.*	*Bosmina cor.*	*Diapt. grac.*	*Cyclops str.*	*Cyclops leuck*	junge *Diapt.*	junge *Cyclops*	*Nauplien*	S. s. 20 l.
0 m	1650	65	40	—	40	10	30	20	170	190	90	40	20 %	1 jg.	—	—	—	—	—	4	15	20
5 m	1550	50	60	—	50	10	30	20	—	—	40	30	20 %	2	—	—	—	—	3	18	46	69
10 m	1200	65	70	—	40	30	10	30	—	—	30	5	40 %	8	2	1 ♀	—	1	16	33	6	67
20 m	1250	5	220	—	—	5	10	60	40	—	—	—	80 %	19	4	—	—	4	29	36	16	108
30 m	1250	20	30	5	10	5	5	30	10	—	—	5	95 %	3	10	1 ♀ 2 ♂	1	—	50	9	11	85
50 m	500	15	20	30	—	—	—	—	—	5	—	—	92 %	—	2	—	—	—	7	—	18	27
70 m	450	5	—	20	5	—	—	5	5	5?	—	—	99 %	—	—	—	—	—	2	1	4	7

Die Schichten über 20 m sehr stark mit mineral. Detritus versetzt.

Zugersees beträgt nach Brutschy im Mittel etwa 4,5 m. Die optimale Zone, wo diese Schizophycee im Oktober und November die besten Bedingungen für Lichtausnutzung fand, lag in der beträchtlichen Tiefe von etwa 20 m. Die untere Grenze lag in ungefähr demselben Niveau wie im Sommer. So hat auch die Anschauung Berechtigung, es möchte die geringe Lichtquantität, die bei größter Transparenz (etwa 15—17 m) bis in die Tiefe von 200 m dringt, ausreichend sein, um assimilierenden Formen das Leben zu fristen. Sicheren Aufschluß können erst photometrische Messungen und Dunkelkulturen bringen.

Daß eine reiche Welt von nicht assimilierenden oder saprophytischen Formen, wie Ciliaten, den am Grunde sich ansammelnden Detritusregen ausnutzt und ihre Existenzbedingungen findet, bewiesen die Fänge vom Grunde (etwa 190 m), die ich im Winter 1911/12 ausführte. Zwischen dem feinen, vom Wasserschöpfer aufgewühlten Bodensediment fanden sich als Vertreter einer specifischen Bodenfauna

- Gastrotrichen (*Chaetonotus*),
- farblose Flagellaten (*Astasia* u. a.),
- *Multicilia*? eine *Oscillatoria* (nur am Grunde nachgewiesen),
- drei bis fünf Species von Ciliaten (*Loxophyllum*, *Holophria*, *Pleuronema* u. a., die beiden letzteren auch pelagisch).

Daß im Winter, wo dem Grunde organisches Material in reichlichem Maße zugeführt wird, dieser auch für höhere Tiere bewohnbar wird, zeigt

30. Aug. 12: sonnig, See glatt — leicht bewegt.

30 ccm	50 m	70 m
Cyclotellen	470	140
Chrooc. lim.	50[1]	150[1]
Gomphosph.	5[2]	20[2]
degener. *Sphaer. Schr.*	5	30
	70%	95%
Diapt. grac.	1 ♀	—
jg. *Cyclops*	3	2
jg. *Diapt.*	7	1
Nauplien	12	10
Triarthra	1	—
Anur. cochl.	20(14)	(10)
Diapt. lac.	1 ♀	3 ♀
Anur. acul.	(1)	—
Floscularia mut.	1	—
Notholca lg.	—	1 mit Ei
Ploesoma tr.	—	(2)
	wenig Detrit	viel „

[1] entweder degeneriert oder auffallend dunkelgrün. [2] degeneriert. Eingeklammerte Zahlen = leere Gehäuse, die in Abzug gebracht werden müssen.

das Auftreten der Fische, *Lota vulgaris*, eines Grundfisches, in Tiefen von 150—180 m. Die Fischer legen ihre Legangeln im Winter bis in genannte Tiefe, im Sommer bis 60—80 m.

Diese dürftigen Angaben zeigen, daß ein reichhaltiges Leben auf dem Grunde möglich ist. Die Existenzbedingungen scheint der Detritusregen, der im langsamen Strome herabsinkt, zu liefern. Dazu kommt im Winter das Material, welches die Convectionsströmungen mit sich führen. Cyclotellen, Panzer von *Anuraea* usw. unterliegen am Boden einer langsamen Zersetzung und geben die Grundlage für eine saprophytische Organismenwelt, die bei systematischer Durchforschung mit geeigneten Hilfsmitteln sich noch beträchtlich vermehren ließe. Vielleicht gibt auch hier die Zentrifuge und Untersuchung des lebenden Materials einen ungeahnten Aufschluß über Flagellaten, Bacterien und Ciliaten.

II. Teil.

Das Zooplancton und seine Beziehung zum Nannoplancton.

Leider konnte nicht das Zooplancton in dem Maße, wie anfänglich beabsichtigt war, in den Gang der Beobachtung einbezogen werden. Es wurde zur Untersuchung ein relativ kleines Netz (mittlerer Porendurchmesser 60 μ) benutzt. Die gefundenen Data genügen, um eine recht weitgehende Übereinstimmung mit den Resultaten Burckhardts, die in den »Quantitativen Studien über das Zooplancton des Vierwaldstättersees« niedergelegt sind, nachzuweisen.

Das Zooplancton des Zugersees setzt sich zusammen aus:

Copepoden:

Diaptomus laciniatus Lilljeb.
Diaptomus gracilis Sars.
Cyclops strenuus Fischer.
Cyclops leuckarti Claus.

Cladoceren:

Daphnia hyalina Leydig,
Bosmina coregoni Baird,
Diaphanosoma brachyurum Liev.,
Leptodora hyalina Lilljeb.,
Bythothrephes longimanus Leydig
(*Scapholeberis mucronata* O. F. Müll.).

Rotatorien:

Asplanchna priodonta Gosse,
Polyarthra platyptera Ehrbg.,
Triarthra longiseta Ehrbg.,
Anapus testudo Lauterb.,
Hudsonella pygmaea Calman,
Ploesoma truncatum Lev.,
Mastigocerca capucina Wierz.,
Anuraea cochlearis Gosse,
Notholca longispina Kellic.,
Conochilus unicornis Rouss.,
Floscularia mutabilis Bolt.,
Synchaeta pectinata Ehrbg.

Copepoden.

Die Periodicität von *Diaptomus laciniatus* und *gracilis* ist dieselbe wie im Vierwaldstättersee. Das Maximum der geschlechtsreifen Tiere fiel in die winterlichen Monate Dezember bis April. In dieser Zeit waren 50—80% der gefangenen Weibchen eiertragend. Männchen wie Weibchen gingen dann stark zurück.

In Übereinstimmung damit sind zu dieser Zeit wenig junge Diaptomusstadien zu finden. Mitte Dezember betrug die Nauplienzahl über 400. Im Februar schnellt die Zahl über 1600 hoch. Es hat also die Entwicklung eingesetzt. Mit dem Nachlassen der Geschlechtsperiode sinkt auch die Nauplienzahl, teils durch Weiterentwicklung zu junger *Diaptomus-* und *Cyclops-*Stadien, teils durch Dezimation, die durch Nachschuß nicht wieder ausgeglichen wird. Die Entwicklung vollzog sich weiter in den natürlichen Bahnen. Die Zahl der Nauplien geht zurück und wir finden entsprechend mehr junge Vertreter von *Diaptomus*, so daß am Ende der Untersuchung, im September 1912, fast nur Exemplare zur Beobachtung kamen, die die Speciesausbildung erkennen ließen und der Geschlechtsreife nahe standen. Ebenso habe ich wie Burckhardt bis in die Sommermonate Juni—Juli Weibchen mit Eipäckchen konstatieren können, aber nie Männchen mit Spermatophoren.

Die Geschlechtsperioden von *Cyclops strenuus* fiel in die gleiche Zeit wie von *Diaptomus gracilis*. *Cyclops leuckarti* hat wie in den übrigen Seen die Geschlechtsperiode im Sommer. Die ersten geschlechtsreifen, eitragenden Weibchen fing ich Ende Mai und konnte sie konstatieren bis September.

Wenden wir uns zur Verticalverteilung, insbesondere zur Frage der nächtlichen Wanderung. In den Tabellen S. 665 geben die Zahlen des Zentrifugenplanctons den Inhalt von 30 ccm, die des Zooplanctons den durch das Netz geschlagenen Inhalt von 20 Litern wieder. Trotz der relativ kleinen Wassermenge von 20 Litern stimmen beide überein und stehen im Einklang mit den Resultaten BURCKHARDTS. Wir finden die Nauplien und die *Cyclops*- und *Diaptomus*-Stadien über die ganze Zone von 0—70 m verteilt und müssen die untere Grenze um etwa 15—20 m tiefer legen.

Über die reifen *Diaptomus*-Stadien lassen sich bei der Kleinheit der Zahlen keine genauen Angaben machen, doch zeigen die Stichproben Übereinstimmung mit den Angaben BURCKHARDTS, welcher für die Hauptmasse der *Diaptomus gracilis* ♂ und ♀ bei mittlerer Transparenz 20—30 *m* angibt. Für das Maximum von jungen *Diaptomus*-stadien geben die Stichproben eine Tiefe von etwa 20—30 m, für die *Cyclops* etwas höher, etwa 10—20 m, an. Bemerkenswert ist, daß die jüngsten Exemplare von *Cyclops* sich in den oberen Schichten aufhielten, gewissermaßen die Vorläufer zur Hauptmasse bildeten. Ihre negative Phototaxis ist noch wenig ausgebildet und sie erinnern darin an das verlassene Nauplienstadium.

Diese Verteilung der Nauplien, der jungen *Cyclops*- und *Diaptomus*-Stadien macht es unwahrscheinlich, daß sie auf bestimmte Nahrung angewiesen sind. Sie bevölkern die Zonen der Flagellaten, die bis etwa 40 m geht, und reichen hinab bis an die unterste Grenze, wo Material mittels Zentrifuge nachgewiesen werden konnte.

Die letzten Vertreter vom Nannoplancton sind Cyclotellen, meist mit schon gelöstem Plasma, *Gomphosphaeria lacustris* und *Chroococcus*, der sich hier in seiner Minimumperiode befindet, sonst aber wohl nachzuweisen ist (siehe Fang 30. August, S. 666). Die Copepoden können also nicht wählerisch in der Nahrung sein; entweder sind sie Detritusfresser, wie BURCKHARDT und DIEFFENBACH auch annehmen, oder wir müssen sie in gewissem Sinne als omnivor ansprechen. Deshalb können wir nicht Abhängigkeit dieser Formen vom Nannoplancton erwarten. Das Alter der Copepoden setzt BURCKHARDT über ein Jahr an. Auch dies spricht gegen eine Bevorzugung bestimmter Nahrung durch diese Formen. Die Sexualperiode dieser Tiere fällt mit der stärksten Entwicklung der Chrysomonaden zusammen. Doch macht es das eben Gesagte unstatthaft, irgend eine Beziehung zwischen beiden Erscheinungen herauslesen zu wollen.

Wie verhält es sich mit dem nächtlichen Andrang? Die Tabelle

vom 4. Juli 1912, S. 670 gibt die Verhältnisse wieder. Wir sehen die oberflächlichen Schichten, die tagsüber leer oder fast leer an Vertretern von *Diaptomus* und *Cyclops* sind, nachts sich bevölkern. Bei den Nauplien ist die Verticalverschiebung gering, dagegen lassen sich die reifen Stadien von *Diaptomus* und *Cyclops leuckarti* nachweisen, die wir am Tage in den oberen Schichten vermissen. Findet sich nun eine analoge Ansammlung von Zentrifugenplancton? Nein. Die Tabelle zeigt nur die negative phototaktische *Chromulina ovalis* an der Oberfläche. Diese Form ist etwa 2 bis 4 m heraufgewandert. Dies kann unmöglich den Ausschlag für die Copepodenwanderung geben, deren Distanz nach BURCKHARDT bis 50 m (im Winter bis 100 m) und nach eignen Angaben mindestens 20 m ausmacht. Der Nachtfang vom 3. und 4. Juni (Tabelle S. 671) zeigt das Nannoplancton beinahe in geringerer Zahl als wie der Tagfang und doch ist hier der Andrang der Copepoden deutlicher ausgeprägt als wie in obiger Tabelle.

Die von DIEFFENBACH auch für Seen fest ausgesprochene Überzeugung, es möchte sich der Andrang der

30 ccm	0 m		2 m		5 m		10 m		20 m		0 m		2 m		5 m		10 m		20 m		20 Liter
	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	
Cyclotellen	1400	2000	1500	2200	1600	2450	430	1700	?	245	2	—	16	—	11	2	25	1	3	1	*Daphnia hyalina*
Synedra del.	30	360	?	?	90	600	40	170	—	10	—	—	—	—	2	—	4	—	6	—	*Bosmina coreg.*
Chrooc. lim.	200	200	200	160	220	120	50	150	—	10	1	—	5	—	4	—	2	—	2	—	*Diapt. lac.* ♀ u. ♂
Gomph. lac.	40	30	40	30	40	20	10	50	—	—	7	—	11	—	9	—	9	—	2	10	*Diapt.grac.* ♀ u. ♂
Sphaer. Schr.	5	—	5	—	5	40	10	80	—	—	—	—	3	—	2	—	—	—	—	—	*Cyclops strenuus.*
Chromul. ov.	300	—	300	etwa 50	280	100	130	200	?	260	8	—	5	—	2	—	1	9	1	—	» *leuck.*
Cryptom. ov.	60	100	?	?	5	5	—	5	—	5	35	—	78	—	91	1	152	12	24	99	jg. *Diaptomi*
Mallomonas	40	20	?	?	10	20	20	20	—	—	60	—	52	—	23	9	75	39	8	12	jg. *Cyclops*
Helcomastix	90	30	?	?	60	—	5	—	—	—	8	—	10	8	9	3	5	2	1	5	*Nauplien*
	2165	2740	2045	2440	2305	3355	695	2375	?	530	121	—	180	8	153	15	273	63	47	127	

N = Nachtfang 4. Juli 11—1/21 Uhr nachts.
T = Tagfang etwa 11—12 Stunden später. Beim Centrifugenplancton N. T. ist der Fang aus 2 m Tiefe interpoliert.

30 ccm	0 m		5 m		10 m		20 m		30 m		0 m		2 m		5 m		10 m		20 m		30 m		20 Liter
	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	
		85%	92%	97%	94%	95%		80%		95%													
Cyclotellen	1800	6300	1300	4150	1500	9350		4650		2200	44	—	?	—	114		8	19		21		10	*Daph. hyal.*
Synedra del.	65	450	50	90	20	90		65		5	—	—	?	—	8		69	5		18		10	*Bosmina cor.*
Asterion. gr.	—	85	70	80	30	170		80		50	—	—	?	—	1		—	—		—		—	*Diapt. lac.* ♂
Fragill. crot.	—	–	—	10	—	—		20		65	22	—	?	—	—		1	—		—		1	» *grac.* ♂
Chrooc. lim.	20	40	—	60	40	10	fehlt	10	fehlt	—	16	—	?	—	1	verloren	3	—	fehlt	1	fehlt	—	» » ♀
Binuel. tart.	30	130	20	60	40	60		50		5	2	1[1]	?	—	1 ♀		—	—		—		—	*Cyclops stren.*
Sphaer. Schr.	—	—	—	10	—	40		30		40	37	—	?	—	11		1	2		8		2	» *leuck.*
Chrom. ov.	20	40	200	300	150	360		160		200	109	—	?	—	66		96	23		51		24	junge *Diapt.*
Mallomonas	10	40	—	40	—	10		—		—	41	—	?	—	38		24	10		17		3	*Cyclops*
Heleomastix	120	—	15	5	5	20		5		—	2	—	?	5	119		50	4		60		30	*Nauplien*
Cosmar. scen.	—	90	—	10	—	40		—		—													
	2065	7175	1655	4815	1785	10150	?	5070	?	2565	273	1	?	5	359	? etwa 30—40	252	64	?	176	?	80	

[1] dicht mit Vorticellen besetzt, wohl absterbend.

T = Tagfang 3. Juni etwa 9—12 Uhr. N = Nachtfang 4. Juni 11—1½ Uhr, 36 Stunden später.

Die Differenzen von *Cyclotella* erklären sich daraus, daß ein Absterben stattgefunden hat, und die leeren Exemplare abgesunken sind. Die hohen % Zahlen an leeren Schalen zeigen das an.

Copepoden auf Ansammlung von Zentrifugenplancton an der Oberfläche zurückführen lassen, kann ich nicht bestätigen. Diese Ansicht mußte sich aufdrängen unter dem Drucke seiner Beobachtungen über die Abhängigkeit der Rotatorien vom Nannoplancton. Doch ist zu bedenken, daß wir ohne weiteres von Kleingewässern nicht auf das Verhalten in tiefen, klaren Seen rückschließen dürfen, beide zeigen eine zu verschiedene biologische Ausgestaltung. DIEFFENBACH schreibt S. 36 seiner »Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern«: ». . . Für dieses verschiedene Verhalten (nämlich der verschieden starke Andrang) läßt sich leicht unter Berücksichtigung der Nahrung eine Erklärung finden. Es ist höchstwahrscheinlich der Fall, daß bestimmte Planctozoen auf ganz bestimmte Nahrungsorganismen angewiesen sind, oder daß sie wenigstens einige Nahrungsorganismen andern vorziehen.« An andrer Stelle steht der Satz: ». . ., daß sich die Copepoden nicht, wie oft irrtümlich angenommen wird, von Planctonorganismen, sondern vielmehr von Detritus ernähren«. Sind diese Formen Detritusfresser, so können sie nicht vom Zentrifugenplancton abhängen. Und doch zeigen sie gerade die stärkste aktive Wanderung, wie aus BURCKHARDTS und eignen Angaben hervorgeht. Wir sind gezwungen, die Wanderungen der Copepoden auf andre Ursachen zurückzuführen, auf Phototaxis oder Gasverhältnisse.

Wir sahen, daß das nächtliche Nannoplancton quantitativ nicht verschieden ist von dem tagsüber in den oberflächlichen Schichten vorhandenen, wenigstens nicht so, um derartige Wanderungen auszulösen. Es wäre die Deutung zulässig, daß die Copepoden am Tage nicht genügend Nahrung in der Tiefe fänden, in die sie die negative Phototaxis hinabgedrängt hat. Dieser Nahrungsmangel könnte wohl ein Aufsteigen veranlassen, aber nicht die strenge Konzentration erklären.

Müssen wir aber die Nahrungsverhältnisse zur Erklärung der Verticalwanderung heranziehen? Genügt nicht schon die Reaktion auf die Intensität des eindringenden Lichtes allein?

Im Hinblick auf die RUTTNERschen Beobachtungen, welcher im Lunzersee Planctonwanderung unter der Eisdecke beobachtete, die nach dem Grade der Schneebedeckung verschieden ausfielen, möchte ich mich letzterer Auffassung anschließen.

Die Wanderung ist nach Species und Stadium mehr oder weniger ausgeprägt. Bei den Nauplien finden wir fast keine Verticalverschiebung von Tag zu Nacht. Wir können die jüngsten *Cyclops* stets in den

oberflächlichen Schichten als Vorläufer zur Hauptmasse konstatieren, ähnliches gilt für *Daphnia hyalina*. Mit zunehmender Ausbildung verschärft sich auch die Reaktion auf Veränderung der Lichtintensität. Ist die Phototaxis noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt, so werden wir diese Formen über das ganze Wohngebiet verteilt finden, unter Ausbildung eines Maximums, wie es bei den Nauplien der Fall ist.

Die winterlichen Verhältnisse können nur gestreift werden. Im Winter wurde für große Tiefen der Wasserschöpfer benutzt. Es konnte leider die Verticalverteilung des Zooplanctons nicht untersucht werden, da das Arbeiten mit einer Schlauchlänge über 100 m für eine einzelne Person und ein einfaches Boot fast ein Ding der Unmöglichkeit ist. Es sei hier erlaubt, die BURCKHARDTschen Beobachtungen über die winterliche Verticalverteilung in ihrer Gesamtheit auf den Zugersee zu übertragen, was anbetracht der großen Übereinstimmung beider Seen, des Zuger- und des Vierwaldstättersees, bezüglich saisonellen Auftretens und der sommerlichen Verticalverteilung bei Crustern und Rotatorien sowie bei der Gleichheit der physikalischen Bedingungen nicht unberechtigt ist.

BURCKHARDT schreibt: »Folgendes Resultat ist aber über allen Zweifel erhaben.«

Plancton[1] von 100 m bis 200 m, Juli bis September 0 oder höchstens 0,2%; Januar bis März 10—20% des Totalquantums.

Der Nachweis des sommerlichen und herbstlichen Nannoplanctons hörte bei 50—70 m auf, die untere Grenze dürfen wir in Anbetracht der kleinen verarbeiteten Wassermenge in eine Tiefe von 80—90 *m* legen. Dies ist auch die sommerliche Tiefengrenze für das Zooplancton im Zuger- und Vierwaldstättersee. Die winterliche Grenze des Zooplanctons liegt nach BURCKHARDT bedeutend tiefer, sie geht bis zum Grunde, bis etwa 200 m.

Gleichermaßen verhielt sich auch das Nannoplancton im Zugersee. Die angeführten Zahlen geben das Nannoplancton in der Schicht von 100—180 m an.

(Juli bis November etwa 0% oder etwas mehr.)

22. Februar 1912.	6. bis 8. März.	2. bis 3. April.
8%	12%	11,5%

des Totalquantums unter Ausscheidung leerer Cyclotellenschalen.

Diese Zahlen stimmen recht gut mit denen BURCKHARDTs überein, so daß wir zum Schlusse berechtigt sind, daß das Auftreten des Zoo-

[1] Zooplancton.

planctons und der Verlauf der unteren Grenze an die Verbreitung geformter Nahrung gebunden ist.

Es macht sich nun nach Burckhardt eine gewisse zeitliche Differenz geltend; die Copepoden dringen Ende November in Tiefen unter 100 m ein, eher als die Convectionsströmungen Nahrungsmaterial dahintragen. Dieser Widerspruch klärt sich. Das Schließnetz Burckhardts brachte zu jener Zeit »bedeutende Mengen bräunlich-grüner Algenmassen aus großen Tiefen herauf, die schon durch den Geruch als abgestorben zu erkennen waren. Diesen scheinen die Copepoden und in bescheidenerem Maße auch *Daphnia* und *Asplanchna* zu folgen und dann, so lange dank der thermischen Ausgleichung reiches Organismenleben auch in der Tiefe möglich ist, unten zu bleiben«. Dieser Umstand bestätigt obigen Satz, daß der Wohnbereich der Copepoden so weit geht, als geformte Nahrung vorhanden ist.

Cladoceren.

Daphnia hyalina.

Die Netzfänge ergaben kleine Zahlen, so daß die Zeit des Maximums nicht sicher angegeben werden kann. In den Monaten Februar bis April ließ sich eine Minimumperiode nachweisen, ein gleiches Verhalten wie im Vierwaldstättersee. Auch wurde die Bildung von Ephippien beobachtet, im Gegensatz zu Burckhardt. Mitte April brachte das Netz zwei Ephippien zutage.

Die sommerliche Verticalverteilung stimmt ziemlich genau mit der im Vierwaldstättersee überein. Nur habe ich nicht eine so starke daphnidenleere Schicht beobachten können, wie sie in jenem See sich zeigte. Die jungen Exemplare von *Daphnia hyalina* fanden sich im Sommer tagsüber bei trübem Wetter in einer Tiefe von 5 m oder 2 m. Die Hauptmasse hielt sich in einer Schicht von 10—20 m auf; die untere Grenze ließ sich im Mai bei 40 m festlegen, im Juni und Juli wurden bei 50 m die letzten Exemplare gefangen. Diese Tiefengrenze steht im Einklang mit den Beobachtungen Burckhardts, und wir dürfen wohl auch für den Zugersee die untere Grenze im Winter auf 100—140 m veranschlagen. Leider kann ich diese Annahme noch nicht durch eigne Beobachtungen sicher stellen, jedenfalls beansprucht sie eine große Wahrscheinlichkeit.

Der nächtliche Andrang ist ein bedeutender. Wir finden die Hauptmasse der Daphniden in der obersten 10 m-Schicht versammelt (Tab. vom 3. u. 4. Juni, S. 671), was gut übereinstimmt mit den Verhältnissen im Vierwaldstättersee. Woltereck unterscheidet drei

Phasen der Nachtwanderung: 1) Ein Aufwärtssteigen, sobald der die Bewegung »horizontalisierende« Reiz des Lichtes aufhört. 2) Empfangen des Berührungsreizes an der Oberfläche, welcher die aufwärtsschwimmenden Tiere zu horizontal oder abwärts gerichteter Bewegung zwingt. 3) Tagsüber verhindert der Lichteinfall von oben ein Aufsteigen dadurch, daß die Schwimmbahnen, sobald die Tiere eine gewisse Dämmerungszone überschreiten, horizontal abgelenkt werden. Die Schicht liegt für unsern See im Sommer in einer Tiefe von 10—20 m.

Hat *Daphnia hyalina* einen Berührungsreiz an der Oberfläche empfangen, so müssen wir annehmen, daß im See die Schwimmbahn weniger in der Horizontalen verläuft, vielmehr vorübergehend eine Ablenkung nach unten erfährt, um dann wieder aufwärts gerichtet zu werden. Im Zugersee, ebenso wie im Vierwaldstättersee, sind die so extrem ausgebildeten Formen, *Daphnia cucullata* und *Bosmina gibbera*, mit denen WOLTERECK experimentierte, nicht vertreten. Für *Bosmina coregoni* ist die Beeinflussung durch Berührungsreiz viel geringer anzuschlagen als wie für *Daphnia hyalina*, zeigt doch diese Form stärkeren Andrang an die Oberfläche als jene.

Verminderung erfährt der nächtliche Andrang von *Daphnia hyalina* durch starken Seegang. Hier ist es der Reiz der »Erschütterung der Oberflächenschicht durch das zurückfallende Wasser der Wellenkämme«, welcher die Ansammlung verhindert. »Schwächere Konzentration nach oben macht sich (nach BURCKHARDT) auch unter den winterlichsten Bedingungen geltend«. Hier ist es wohl der Ausdruck der durch die ungünstigen Verhältnisse, niedrige Temperatur, geringe Nahrungszufuhr herabgesetzten Lebenstätigkeit dieser Organismen, weniger die »abschreckenden Temperaturverhältnisse der Oberfläche.«

Wir könnten versucht sein, die winterliche Verteilung von *Daphnia hyalina* als eine von der niederen Temperatur bedingte anzusehen, insofern als das kalte Medium von etwa 4° die Intensität der Ruderbewegung herabsetzt und die Tiere sich schon deshalb gleichmäßiger im See verteilen müßten. Dagegen spricht, daß im Winter noch ausgiebige Wanderungen stattfinden und die Verbreitung sich, soviel wir bisher wissen, nicht bis zum Grunde erstreckt, was aus diesem Satze folgen würde.

Sicherlich ist es die durch die Convectionsströmungen bedingte Nahrungsverteilung, die den Cladoceren den Aufenthalt in den tiefen Schichten ermöglicht. Im Zugersee stehen hauptsächlich Cyclotellen als Nahrung zur Verfügung. Diese Kost wird im Herbst durch *Chroo-*

coccus, im Winter durch *Chromulina* etwas variiert. Es dürften die Cladoceren bezüglich Nahrungsqualität -und -quantität an engere Grenzen gebunden sein als die Copepoden, die nichts zu verschmähen scheinen, was einen Nährwert besitzt. Dies geht aus der winterlichen Verteilung beider Formengruppen hervor, auch aus der S. 674 angeführten Beobachtung BURCKHARDTS.

EINAR NAUMANN kommt in seinen Arbeiten über südschwedische Seen zu ähnlichen Resultaten. Nach den von ihm angestellten Darmuntersuchungen sind besonders *Heterocope*, *Diaptomus* ausgeprägte Diatomeenfresser; *Cyclotella* ist für Bosminen, Calaniden und *Holopedium* von großer Bedeutung, von geringer für *Hyalodaphnia* und *Diaphanosoma*. Daß die angeführten Formen außer *Cyclotella* noch andre Kleinalgen konsumieren, ist wohl selbstverständlich, nur daß eben bei Darmuntersuchungen der Nachweis von Diatomeen am leichtesten gelingt.

Für WOLTERECKS Auffassung der verschiedenen Körperfortsätze bei den pelagischen Cladoceren als Richtungsorgane spricht auch die Tatsache der nächtlichen Wanderung. Wären diese verschiedenartigen Körperfortsätze als Schweborgane aufzufassen, so ergibt sich eine Schwierigkeit. Die Hauptmasse der Daphniden und Bosminen hält sich tagsüber in den Schichten von etwa 20 m auf. Die Temperaturen dieses Horizontes bewegen sich im Sommer in der Höhe von 5—7°, während die Zone von 0—10 m Temperaturen von 13—20° und darüber aufzuweisen hat. Das wandernde Zooplancton kommt beim Auf- und Niedersteigen in verschieden erwärmte Schichten, deren Temperaturdifferenz bis 14° und mehr beträgt. Es wären also diese Organe — als Schwebfortsätze aufgefaßt — nur für die oberen Schichten nutzbringend, in der Tiefe erscheinen sie als nutzloser, überflüssiger Ballast. Der ökologische Wert der Richtungsorgane liegt nach WOLTERECK vorzugsweise darin, daß sie den Cladoceren ermöglichen, durch vorwiegend horizontale, bzw. flach geneigte Schwimmbahnen sich in ihrer (im Sommer) zonar begrenzten »Nahrungsschicht« zu halten. Ich möchte darauf hinweisen, daß die Verhältnisse in den relativ flachen baltischen Wasserbecken (etwa 40 m) anders liegen als in den tiefen Schweizer Seen. In diesen steht den pelagischen Cladoceren eine Schicht von mehr als 50 m zur Verfügung, die für diese Formen ausnutzbar ist. Daraus würde folgen, daß wir in tiefen Seen, wie Vierwaldstättersee, Zugersee, Formen mit wenig extrem ausgebildeten Richtungsorganen finden werden, was auch zutrifft. Hier liegt keine Notwendigkeit für derartig extreme Ausbildung der Richtungsorgane, wie

sie *Daphnia cucullata* zeigt, vor, da in diesen Becken die Bahnen ohne Gefahr steiler ausfallen können. Dies ist auch verständlich aus dem Grunde, daß die Überwindung einer Höhendifferenz von 20—30 m bei der Nachtwanderung in einer sehr flachen Bahn für eine Daphnide wohl sicher ein Ding der Unmöglichkeit ist. In flacheren Wasserbecken hingegen, wo die Beschränkung der Cladoceren auf die zonar begrenzte »Nahrungsschicht« zur Notwendigkeit wird, erscheinen aus diesem Grunde Formen mit extrem ausgebildeten Helmen, Spina, Mucro usw. begreiflich.

Endlich möchte ich bemerken, daß die Anwendung des Satzes von MERZ und BEHRENS (Notiz: Int. Revue usw. Bd. III, S. 541) »Die planctonischen Crustaceen bevorzugen die Grenzen homogener Schichten« auf tiefe Seen unmöglich ist. Die Sprungschicht zeigt hier nicht den Einfluß, wie sie ihn in flachen Seen haben mag. In der einzigen angeführten Tabelle gehorchen nur die Nauplien dem angeführten Satze; das Maximum von *Daphnia* und *Bosmina* in 1,3 m Tiefe möchte ich als durch das Licht bedingt ansprechen.

Eine kurze Bemerkung über die Nauplien sei angeschlossen. Verschiedene Erklärungsmöglichkeiten für das Verhalten der Nauplien liegen vor. Entweder veranlassen die in der Sprungschicht vermutlich angehäuften Nahrungsstoffe, die durch die dort verstärkte Viscosität des Wassers festgehalten werden, die Nauplien zur Ansammlung, was Chemotaxis voraussetzen würde. Oder das Maximum ist durch den Temperaturwechsel hervorgerufen. Bei der Abwärtsbewegung gelangen die Nauplien plötzlich aus wärmeren Schichten in kühlere, deren Temperaturdifferenz für den Sacrower-See etwa 3° betrug. Als schlechte Schwimmer können sie infolge verstärkter Viscosität in diesem Niveau hängen bleiben; außerdem muß das kühlere Medium die Energie der Bewegung herabsetzen; dieser Faktor mag am meisten beitragen, ein Scheinmaximum vorzutäuschen. Dabei ist eine geringe negative Phototaxis, die auch wahrscheinlich ist, Voraussetzung.

Bosmina coregoni. (Nach BURCKHARDT eine Lokalvarietät.)

Die Netzzüge ließen eine Periode der maximalen Entwicklung, die im Anfang März 1912 einsetzte und im Juli ihr Ende erreichte, erkennen. BURCKHARDT konnte während dieser Zeit, in den Monaten März bis April eine Minimumperiode beobachten, welche sich in die Zeit der stärksten Entwicklung einschaltete. Im Zugersee war dieser Rückgang nicht ausgeprägt, er deutete sich nur durch eine Abnahme an. Der erste Anstieg von *Bosmina* fällt noch in die Maximumsperiode

von *Chromulina ovalis*; ist aber schwerlich damit in Verbindung zu bringen, denn *Bosmina* überdauert deren gewaltigen Sturz. Außerdem spricht die verticale Verteilung dieser Cladocere stark dagegen. Die Hauptmasse (Tab. 30. Mai, S. 665) von *Bosmina* liegt wie im Vierwaldstättersee zwischen 20 und 30 m, in einer Zone, wo die Cyclotellen das Übergewicht haben. Die Tiefengrenze lag etwas unter 70 m. Im allgemeinen scheint sich *Bosmina* vor dem Lichte in größere Tiefen zurückzuziehen als *Daphnia hyalina*. Im Stufenfange von 10 m waren bei dunstigem oder trübem Wetter die ersten Exemplare anzutreffen. Der nächtliche Andrang ist weniger intensiv als wie bei der Verwandten. Es zeigte sich die Hauptmasse nachts bei ungefähr 5—15 m, wie ein Blick auf die Tabelle S. 670 lehrt, deshalb möchte ich, wie schon kurz erwähnt, den Einfluß des Berührungsreizes bei den Bosminen ausschalten.

Die Bedingungen für die Entwicklung von *Daphnia* und *Bosmina* scheinen ziemlich komplexer Natur zu sein. Jedenfalls kann ich mich nicht entschließen, sie allein vom Zentrifugenplancton abhängig zu machen. In der Wucherung von *Chromulina ovalis* oder der Cyclotellen, die doch die ausschlaggebenden Komponenten im Zugersee sind, habe ich nicht parallellaufende Züge feststellen können, die dazu berechtigen, die Entwicklung dieser Formen von der des Nannoplanctons allein abhängig zu machen. Die physikalischen Faktoren scheinen bedeutenden Einfluß zu besitzen. Die große Übereinstimmung in der Periodizität der Copepoden, Cladoceren und auch der Rotatorien im Vierwaldstättersee (BURCKHARDT 1897/98) und Zugersee (1912) machen es plausibel, daß hier Verhältnisse vorliegen, die teilweise in der Eigenart der Seen begründet sind. Der Character der beiden Seen, unter Ausschluß des Urner und Alpnacher Beckens des Vierwaldstättersees, weist verwandte Züge auf, ungefähr die gleiche Transparenz, die gleichen Erscheinungen, die die winterliche Abkühlung mit sich bringt; es erklärt sich die große Konvergenz im Auftreten. Wie weit dies auch für das Nannoplancton gilt, war nicht festzustellen.

Diaphanosoma brachyurum.

Auch hier kann ich auf die Übereinstimmung beider Seen bezüglich Temporal- und Verticalverteilung hinweisen. Zum ersten Male konnte *Diaphanosoma brachyurum* konstatiert werden am 24. Juli 1912. Sein Auftreten fällt 5—6 Tage nach dem ersten Erscheinen von *Chromulina verrucosa*. Das Wohngebiet beider ist ungefähr das gleiche, beide konnten nachgewiesen werden bis in eine Tiefe von 20 m; die Maxima fallen nicht aufeinander.

Das Maximum dieser Cladocere erleidet nur geringe Verschiebung gegen die Nacht. Es bewegte sich ungefähr um 5 m; am Tage war eine Bewegung von der Oberfläche weg zu konstatieren, so daß wir eine geringe negative Phototaxis annehmen müssen.

Die Rotatorien.

Genaue Angaben für saisonelle Entwicklung können nicht gemacht werden. Es wurde wohl durch verticale Netzzüge die Zeiten der Maxima und Minima festzustellen versucht, doch fielen die Resultate für genaue Untersuchung, insbesondere für quantitativ vergleichende Studien viel zu unzulänglich aus, als daß hier die Rede über Höhe und Zeitangabe der Maxima sein könnte. Das Netz ist für quantitative Rotatorienbestimmung ein unzureichendes Hilfsmittel, da es beim Gebrauch allzustark von Zufälligkeiten abhängt und Wechsel unterworfen ist. Es ist schon genügend über Filtrationscoefficient, über Änderung desselben durch verschiedenartig zusammengesetztes Plancton, Zuggeschwindigkeit, Aufquellen der Faser usw. in der Literatur bekannt, so daß jede Auseinandersetzung gespart werden kann.

Nur in groben Zügen sollen hier Angaben über saisonnelle Verteilung Aufnahme finden. Die maximale Entwicklung von *Anuraea cochlearis* scheint in den Herbst zu fallen. Die höchsten Zahlen beobachtete ich im Herbst 1911. Im Dezember setzte ein starkes Absterben ein und die Zahlen bis zum Mai zeigen eine deutliche Minimumperiode. Der Fang vom 21. Mai wies ein gemeinsames Ansteigen von *Polyarthra platyptera*, *Anuraea cochlearis* und *Notholca longispina* auf. Dies war die Zeit, da die sperrigen Diatomeen *Asterionella*, *Fragillaria* wucherten zugleich mit den Cyclotellen. Es liegt die Vermutung nahe, daraus eine Abhängigkeit von den Cyclotellen konstruieren zu wollen; doch das Anschwellen wird nur als scheinbares zu betrachten sein, da der Filtrationscoefficient durch die wuchernden Diatomeen beeinflußt wurde. Die Verticalverteilung der Rädertiere macht erstere Vermutung unwahrscheinlich. Gegen den Herbst hin, im September 1912, zeigte *Anuraea cochlearis* wieder höhere Zahlen. Diese Entwicklung steht im allgemeinen in Übereinstimmung mit den BURCKHARDTschen Resultaten.

Asplanchna priodonta.

verlegte die maximale Entwicklung in die Monate Dezember bis April und steht damit in Einklang mit den Resultaten aus dem Vierwaldstättersee. Die Maximumperiode fällt temporal zusammen mit der stärksten Entwicklung von *Chromulina ovalis*. In den Sommermonaten

wo *Chromulina* stark zurückgegangen ist, zeigt *Asplanchna* die Minimumperiode.

Mastigocerca capucina ist nach den Netzfängen ein Sommerorganismus; er konnte konstatiert werden in den Monaten Juli und August.

Conochilus unicornis zeigte im September 1912 einen starken Anstieg gemeinsam mit *Anuraea cochlearis*; vorher war der Nachweis nicht gelungen. Beide Formen sollen bei Verticalverteilung noch weiter diskutiert werden.

Verticalverteilung der Rotatorien.

DIEFFENBACHS Arbeit bringt die Beziehungen der Rotatorien zum Zentrifugenplancton, dessen wichtigste Komponenten in Tümpeln Flagellaten sind, klar zum Ausdruck. Die jährlichen Maxima- und Minimaperioden, die verticale Verteilung fallen miteinander zusammen. Wo sich ein Plus oder Minus der Flagellaten findet, zeigt sich die analoge Erscheinung in der Verticalverteilung der Rotatorien.

Wie liegen die Verhältnisse bei klaren und tiefen Seen? Betrachten wir zuerst die sommerliche Verteilung.

Wir sehen *Polyarthra platyptera* (siehe auch folgende Tabelle 3. August 1912) angehäuft in einer Zone von 2—3 m. Die Schichten darüber und darunter enthalten weniger Exemplare. Die untere Grenze liegt für *Polyarthra* bei 30—35 m. Am 1. Juli fand sich ein Exemplar in 20 Liter bei 30 m.

Triarthra longiseta zeigt gleiches Verhalten im Zugersee wie im

22. Mai 12.

20 Liter	0 m	3 m	10 m	0 m	3 m	10 m	30 ccm
				20%	20%	30%	
Polyarthra pl.	4	237	82	6550	7650	7700	*Cyclotellen*
Anuraea cochl.	37	770	146	270	220	190	*Synedra del.*
Asplanchna pr.	4	13	25	20	5	60	*Fragillaria crot.*
Anapus test.	5	36	21	120	120	120	*Asterionella grac.*
Hudsonella p.	3	89	17	60	5	20	*Chroococ. lim. v. c.*
Notholca long.	27	110	155	50	20	60	*Gomphosph. lac.*
				220	160	170	*Binuclearia t.*
				30	30	80	*Sphaerocyst. Schr.*
				40	10	170	*Chromulina oval.*
				20	70	190	*Mallomonas*
				10	5	5	*Chlamydomonad.*
				—	5	10	*Cryptomonas ov.*
	80	1255	446	7390	8200	8775	

Die % bei den *Cyclotellen* bedeuten die leeren Schalen.

26. Juni 12. Regen, Himmel trüb.

20 Liter	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	0 m	5 m	10 m	20 m	30 ccm
Polyath. pl.	27	221	28	8	1	650	520	585	300	*Cyclotellen*
Triarthra l.	—	—	—	—	18	90	170	30	5	*Synedra del.*
Anur. cochl.	7	45	47	26	2	—	—	10	130	*Asterion. gr.*
Notholca lg.	5	5	32	67	7	20	60	90	5	*Chrooc. lim.*
Anapus test.	3	19	57	32	2	20	—	60	30	*Gomph. lac.*
						5	30	60	30	*Sphaer. Schr.*
						30	5	10	—	*Chromul. ov.*
						80	—	—	10	*Mallomonas*
						60	10	—	—	*Cryptom. ov.*
	42	290	164	133	39	955	795	845	510	

Fang aus 0 und 2 m 18. Juli — 19. Juli die übrigen. An beiden Tagen Regen und trüb.

20 Liter	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	30 cm
Polyath. pl.	26	41	61	18	—	1	520	1160	1940	2100	105	75	*Cyclotellen*
Triarthra	—	—	—	—	—	10	170	160	160	270	40	5	*Synedra del.*
Asplanchna	1	7	1	—	—	—	160	360	600	800	10	20	*Chrooc. lim.*
Anur. cochl.	11	20	10	14	—	—	10	30	20	120	5	vorh.	*Gomph. lac.*
Nothol. long.	2	1	—	8	1	2	50	65	110	200	40	10	*Sphaer. Schr.*
Floscul. mut.	6	7	4	—	—	—	5	—	—	5	5	5?	*Chrom. oval.*
Mastigoc cap.	—	4	5	—	—	—	40	5	90	20	10	—	*Mallomonas*
Synchaet pect.	1	3	2	—	—	—	170	—	20	—	—	5	*Cryptomonas*
							40	—	—	—	10	—	*Helcomastix*
	47	83	83	40	1	13	1165	1780	2940	3515	225	120	

Während der Filtration hing das Netz im Wasser.

Vierwaldstättersee. Erst bei 20 m fand sich das Maximum. Dieses Rädertier ist an die tieferen Schichten gebunden.

Anuraea cochlearis weist dasselbe Verhalten wie *Polyarthra* auf. Die Anhäufung zeigt sich in derselben Schicht. Auch die untere Grenze scheint in derselben Tiefe zu liegen.

Anders hingegen verhält sich *Notholca longispina*. Das relative Maximum fand sich stets bei 10 m. Das wahre scheint noch tiefer zu liegen. Der Fang vom 17. und 18. Juni z. B. ergab folgende Verteilung:

0 m : 1. — 5 m : 25. — 10 m : 60. — 20 m : 26.
30 m : 7. — 50 m : 5 in 20 Liter.

Auch andere Fänge ergaben die stärkste Entwicklung in genannter Schicht. Die untere Grenze liegt bedeutend tiefer als wie bei *Anuraea*

cochlearis. Lebende Exemplare habe ich noch bei 50 m gefangen. In einem konservierten Fange fand sich einmal eine *Notholca longispina* mit Ei bei 70 m; doch schien dies ein versprengtes Exemplar zu sein. Wir dürfen daher die untere Grenze auf etwa 50—60 m ansetzen, im Gegensatz zu Burckhardt, der diese für den Vierwaldstättersee mit 30 m angibt.

Für die übrigen Rotatorien können genaue Angaben nicht gemacht werden. Eine kurze Rekapitulation zeigt das Maximum von

Anuraea cochl. und *Polyarthra plat.* bei 2—3 m (eventuell auch *Hudsonella pygm.*),
Anapus testudo bei etwa 5—10 m,
Notholca longispina bei etwa 10 m.

Durchmustern wir die Tabellen vom 28. Mai und 26. Juni 1912 und auch die folgende vom 3. August, so findet sich keine analoge Anhäufung von Zentrifugenplancton. Aber ebensowenig finden wir das Optimum einer Komponente des Nannoplanctons, aus dem vielleicht die starke Zusammenscharung der Rotatorien sich rechtfertigen ließe.

Dies steht im Gegensatz zu den Beobachtungen Dieffenbachs, welcher feststellen konnte, daß die pelagischen Rädertiere sich hinsichtlich ihrer Verteilung genau so wie ihre Nahrungsorganismen, das Zentrifugenplancton, verhalten, daß also ihre Verteilung von der des Zentrifugenplanctons bedingt erscheint.

3. August 12.

20 Liter	0 m	1 m	2 m	5 m	0 m	1 m	2 m	5 m	10 ccm
Polyathr. plat.	12	30	117	30	200	500	400	330	*Cyclotellen*
Asplanchn. pr.	5	1	—	—	5	40	15	15	*Synedra del.*
Synchaeta pect.	2	3	1	—	200	200	200	330	*Chrooc. lim.*
Anuraea cochl.	1	11	23	6	10	20	30	25	*Gomph. lac.*
Notholca long.	—	1	2	3	5	5	—	100	*Chrom. ovalis*
Mastigoc. cap.	2	2	14	9	280	100	100	100	» *verrucosa*
Ploesoma tr.	—	7	8	—					*Cryptom. ovat.* u.
					140	—	20	5	*var. curv.*
					30	—	5	5	*Helcomastix ov.*
	22	55	165	48	870	865	770	910	
		ohne *Cyclotellen*			670	365	370	580	

Wir finden an Zentrifugenplancton besonders die Flagellaten an der Oberfläche stark vertreten, die für die Rotatorien doch das gün-

stigste Nahrungsmaterial darstellen. Die Cyclotellen zeigen sich bei 1 m am dichtesten.

Aber ganz unbekümmert darum sammeln sich die Rotatorien in ihrer optimalen Zone von 2 m an. *Polyarthra platyptera*, *Anuraea cochlearis*, *Mastigocerca capucina* und auch *Ploesoma truncatum* zeigen sich am dichtesten in der Zone, wo gerade am wenigsten Nannoplancton vorhanden ist, besonders wenn wir die Cyclotellen ausschließen. Nur *Asplanchna priodonta* zeigt andres Verhalten, wenn man mit diesen kleinen Zahlen rechnen will. Sie weist auch in ihrem saisonellen Verhalten Besonderheiten auf, indem sie ihr Maximum mit dem von *Chromulina ovalis* in die Wintermonate verlegt.

Ähnliche Verhältnisse zeigte der 29. August 1912, neblig.

10 ccm	0 m	2 m	5 m	0 m	2 m	5 m	20 Liter
Cyclotellen	350	470	300	250	400	90	*Anuraea cochl.*
Chroococ. lim.	130	100	150	17	3	8	*Notholca longisp.*
Gomphosph. lac.	30	50	50	41	37	18	*Polyarthra plat.*
Chrom. ovalis	65	5	5	11	12	4	*Mastigoc. capuc.*
» *verruc.*	40	5	30	4	4	3	*Ploesoma trunc.*
Mallomonas	5	—	20	6	6	10	*Anapus test.*
Cryptomonas	40	—	—	5	7	3	*Floscularia mut.*
				7	4	1	*Synchaeta pect.*
	660	610	555	341	473	137	

Ziehen wir noch die herbstliche Verteilung zu Rate.

19. Okt. 11. Herbstnebel.

10 ccm	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	45 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	45 m	20 Liter
Cyclotellen	2900	3400	2800	2060	2900	600	240	120	360	120	60	?	*Anur. cochl.*
Chrooc. lim.	100	100	150	580	150	50	—	—	60	—	—	—	*Polyarth. pl.*
Gomphosph.	30	10	10	70	5	—	40	50	10	—	—	—	*Anapus test.*
Chrom. ov.	30	90	140	100	30	30							
Chlamydom.	20	20	20	20	20	20							
Helcomastix	40	45	60	20	45	5							
Binuclearia	—	—	—	140	—	—							
	3120	3665	3180	2990	3150	705	280	170	430	120	60	?	

Im Herbste 1911 dominierte *Anuraea cochlearis*, die übrigen Rädertiere sind zumeist schon in ihrer Minimumperiode oder ihr nahe.

7. Nov. 11. sonnig.

10 ccm	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	20 Liter
Cyclotellen	1900	2500	2150	1350	540	200	200	140	160	—	*Anur. cochl.*
Chrooc. lim.	60	70	100	200	400	60	100	40	—	—	*Polyarth. pl.*
Gomph. lac.	180	40	70	100	40	100	60	100	—	—	*Anapus test.*
Chrom. ov.	200	150	150	5	5						
Helcomastix	20	20	140	20	10						
Cryptom. ov.	30	—	80	—	10						
Binucl. tatr.	—	—	—	150	—						
Chlamydom.	10	70	100	—	—						
						360	360	280	160	—	

Wir sehen die optimale Schicht tiefer liegen als im Sommer 1912. Mit der Abkühlung des Wassers steigert sich auch die Transparenz. Das Tiefersinken der maximalen Zone finden wir auch im Herbst 1912 angedeutet. Der Fang vom 16. und 17. September 1912 zeigt dies. An beiden Tagen herrschte gleiches Wetter.

16. u. 17. Sept. 12. weiße Wolken, fahle Sonne.
Fang 0—5 m 16. Sept., 17. Sept. die übrigen.

10 ccm	0 m	5 m	10 m	20 m	30 m	0 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	20 Liter
Cyclotellen	300	500	230	210	35	42	65	271	55	8	1	*Anur. cochl.*
Chroococcus	140	140	160	240	30	10	14	30	3	10	3	*Notholca lo.*
Gomphosph.	95	50	90	80	10	22	95	132	30	1	—	*Polyarth. pl.*
Chrom. ov.	20	—	5	5	5	—	—	—	—	2	2	*Triarthra. l.*
„ *verr.*	—	—	60	—	—	9	6	13	3	—	—	*Synch. pect.*
Cryptomonas	20	—	20	—	—	6	6	10	1	—	—	*Floscul. mut.*
Helcomastix	30	—	—	—	—	16	6	32	25	—	1	*Conochil. un.*
Mallomonas	25	20	10	5	10	20	50	101	7	1	—	*Anapus test.*
						12	28	29	1	—	—	*Ploesoma tr.*
						2	10	9	5	2	1	*Mastig. cap.*
	630	710	575	540	90	139	280	527	130	24	8	

Daraus drängt sich der Schluß auf, daß bei den Rotatorien in tiefen, klaren Seen die Einstellung in einen bestimmten Horizont, dessen Tiefenlage von der Lichtintensität abhängt und bei den verschiedenen Species specifischen Charakter trägt, die beherrschende und wichtigste Eigenschaft ist.

In zweiter Linie wird die Verteilung der Rädertiere von der Schichtung des Nahrungsmateriales bestimmt.

Gleiche Beobachtungen über das Tieferlegen der optimalen Zone bei den Rotatorien gegen den Winter zu hat auch BURCKHARDT im Vierwaldstättersee gemacht. Nur legt BURCKHARDT das Verhalten von *Asplanchna* und *Polyarthra* verschieden aus. Er schreibt: » . . . doch ergeben alle Beobachtungen recht übereinstimmend, daß wenigstens die oberen 5 Meter etwas ärmer an Polyarthren sind, als die Schicht unter 10 m Tiefe. Wir können daraus schließen, daß sich *Polyarthra* doch etwas vor den niederen winterlichen Oberflächentemperaturen zurückzieht.« Von *Asplanchna* behauptet der Forscher, daß die täglichen Lichtschwankungen keinen merklichen Einfluß haben, wohl aber die saisonellen, im Wechsel der Wassertransparenz bedingten! Das sind für das gleiche Verhalten, für das Tiefersinken der winterlichen maximalen Zone der Rotatorien, zwei Erklärungen. Im Verein mit eignen Beobachtungen möchte ich mich für die letztere entscheiden.

Ist das Gesagte zutreffend, so muß die Schichtung bei Nacht aufgehoben werden und wir dürfen Anstreben gleichmäßiger Verteilung voraussagen.

4. Juli etwa 11—½1 Nachtfang N, 5. Juli etwa 11—12 Stunden später T. Das zugehörige Zentrifugenplancton S. 670.

	0 m		2 m		5 m		10 m		20 m		Summe	
	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T
Triarthra l.	—	—	—	—	—	—	—	—	24	22	24	22
Polyarthra pl.	30	—	22	99	41	6	40	29	—	3	133	137
Anur. cochl.	15	—	18	68	31	7	35	25	1	2	100	102
Notholca l.	10	2	7	4	7	1	31	75	23	2	78	84
Anapus test.	14	1	6	5	28	1	11	38	1	—	60	45
Mastigoc. cap.	1	—	3	2	3	—	2	1	—	—	9	3
	70	3	56	178	110	15	119	168	49	29	404	393

Wir finden obiges bestätigt. Die maximale Anhäufung von *Polyarthra* und *Anuraea* bei 2 m hat einer mehr gleichmäßigen Verteilung Platz gemacht. Nur *Triarthra* scheint unberührt geblieben zu sein. Wollen wir diese Verschiebung als eine von der wechselnden Nahrungsverteilung abhängige deuten, so käme als phototaktischer Flagellat nur *Chromulina ovalis* in Betracht. Doch dessen Verticalverteilung läßt sich mit der der Rotatorien nicht in Parallele setzen. Eine analoge Ansammlung bei 2 m habe ich bei den zahlreichen Fängen nicht beobachten können. Der Fang vom 5. und 6. September 1912 (S. 687) zeigt vielleicht noch besser, daß wir eine Abhängigkeit von *Chromulina*

ovalis nicht annehmen dürfen. Auch hier muß dem Lichte die Rolle eines die Verteilung regelnden Faktors zugeschrieben werden. Merkwürdig ist die Beobachtung RUTTNERS am Lunzersee »daß *Polyarthra* und *Notholca* infolge ihres negativen Heliotropismus wohl tagsüber von der Oberfläche ferngehalten werden, ohne jedoch des Nachts wieder emporzusteigen.« Die Nachtfänge an der Oberfläche des Zugersees ergaben für die Rotatorien ein deutliches Plus gegenüber den Tagfängen. Scharen sich die Rotatorien tagsüber in einem bestimmten Horizonte zusammen, so weichen sie in der Nacht auseinander, was eine Vermehrung an der Oberfläche nach sich ziehen muß.

Die Tabelle S. 687 zeigt starken Anstieg von *Conochilus unicornis*, eines Rädertieres, das sonst fehlte, und von *Anuraea cochlearis*. Im Anschluß an diese starke Entwicklung sei noch ein Vergleich zwischen Rotatorien und Zentrifugenplancton wiedergegeben (Tab. S. 687). Die Zahlen stellen Mittelwerte dar, die durch Addition gewonnen sind aus drei Stufenfängen von 0 m, 2 m, 5 m, der Schicht also, die für das Rotatorienleben am wichtigsten ist. Gewaltigen Anstieg zeigt *Conochilus unicornis* im Verein mit *Anuraea cochlearis*, während das Nannoplancton nur geringen Schwankungen unterworfen ist. Aus den angeführten Zahlen des Nannoplanctons oder irgendeiner seiner Komponenten kann ich keine Ursache für diese Vermehrung des Rotatorienplanctons herauslesen. Gleiches gilt von den beiden angeführten Julifängen. Diese zeigen minimale Zahlen gegen die Ergebnisse vom August und September; das Nannoplancton schwankt nur in geringem Maße um einen gewissen Mittelwert.

Wir kommen zu dem Satze, daß in tiefen, klaren Seen der die Verticalverteilung regelnde Faktor das Licht ist und eine direkte, unmittelbare Abhängigkeit vom Nannoplancton nicht wahrscheinlich ist.

Es fanden sich *Polyarthra pl.* und *Anuraea cochl.* zwischen 2—3 m angehäuft, *Notholca longispina* wies ein Maximum bei 10 m auf, *Triarthra long.* zeigte im Zugersee die charakteristische Verteilung. Die Schicht der stärksten Entwicklung lag bei 20 m. Es ist kein so übereinstimmendes Verhalten, wie es DIEFFENBACH in den Lauerschen Teichen finden konnte.

Besteht eine Abhängigkeit der Rotatorien vom Nahrungsmaterial, so haben im Sommer die Cyclotellen die größte Wahrscheinlichkeit, als solches zu dienen, da sie quantitativ die andern Formen weit überflügeln. Im Winter ist es hingegen *Chromulina ovalis*, die den Haushalt des Sees beherrscht (siehe Tab. S. 644 u. 645). Trotz dieser neuen Nahrungsquelle haben wir eine Minimumperiode der Rotatorien außer

Nachtfang vom 5. Sept., Tagfang 6. Sept. etwa 12 Uhr mittags. Aufgegeben wegen einsetzendem Sturm.

10 ccm	0 m		2 m		5 m	10 m	0 m		2 m		5 m	10 m	20 Liter
	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	N	T	
Cyclotellen	830	500	900	500	800	600	87	43	74	80	42	40	*Polyarthra plat.*
Chroococcus lim.	260	200	260	100	100	170	500	104	275	340	200	253	*Anuraea cochlearis*
Gomphosph. lac.	10	40	40	20	60	10	40	15	26	24	16	19	*Notholca longispina*
Cryptomonas	30	100	—	—	10	20	460	60	107	36	85	87	*Conochilus unicornis*
Chromulina ov.	60	120	20	40	5	10	10	3	4	14	7	4	*Floscularia mutabilis*
» *verr.*	10	60	10	30	20	10	15	4	2	6	1	2	*Synchaeta pectinata*
Helcomastix	5	5	5	5	—	10	15	3	7	16	5	9	*Anapus testudo*
							1	5	4	8	—	—	*Ploesoma truncatum*
							23	3	12	10	6	13	*Mastigocerca capucina*
	1225	1025	1235	695	995	836	1151	240	511	634	362	427	

		Cyclotellen	*Chrooc. lim.*	*Gomph. lac.*	*Sphaer. Schr.*	*Chrom. ov. u. verr.*	*Cryptom. ov. u. v. curv.*	*Mallomonas*	*Helcomastix u. Chlamyd.*	*S. s.*	*S. s.*	*Anur. cochl.*	*Nothol. long.*	*Conochilus unicornis*	*Floscul. mut.*	*Synch. pect.*	*Mastig. cap.*	*Anapus test.*	*Ploesom. tr.*	*Polyarth. pl.*
	29. Aug. 12	1150	380	100	110	140	40	30	20	1870	865	750	28	—	15	12	27	22	11	96
	2. Sept. 12	650	700	100	70	180	180	20	100	2000										
Nacht	5. Sept. 12	800	720	120	20	130	30	—	20	1840	2023	975	81	652	21	18	41	27	5	203
Tag	6. Sept. 12[1]	600	500	90	20	300	100	30	20	1660—1800	1400—1500	800	60	200—300	30	16	25	35	13	180
	16. Sept. 12	1200	420	170	60	70	30	60	40	2050	1880	400	55	55	22	28	21	170	80	250
	5. Juli 12	1800	170	20	60	250	40	—	10	2350	197	75	7	—	2	4	2	7	—	105
	18. Juli 12	1330	375	20	70	5	60	50	15	1925	328	40	3	—	17	5	4	132	—	127

[1] Fang aus 5 m Tiefe nur geschätzt; ev. zu niedrig eingeschätzt für die Rotatorien, da wir hier bereits einen Herbstfang vor uns haben, bei dem das Rotatorienmaximum tiefer liegt als im Sommer.

Asplanchna. Der Rückgang der Rädertiere müßte demgemäß auf die Verminderung der Cyclotellen oder auf die ungünstigen winterlichen Temperaturverhältnisse zurückgeführt werden. Die eignen Beobachtungen lassen keine direkte Abhängigkeit der Rotatorien von den Cyclotellen erkennen. Die Existenz einer solchen ist immerhin fraglich oder schwer nachweisbar. Die Rädertiere bewohnen im Zugersee eine Schicht von 0—50 m. Die Amplitude der Bewegung ist eine bedeutende. Zugleich kommt die Komplikation der Abhängigkeit vom Licht hinzu. Bei stärkster Zusammendrängung, die je beobachtet wurde, entfiel rechnerisch auf ein Rotator ein Raum von

	22. Mai 1912	5. September 1912 nachts
bei 3 m.	16 ccm	17 ccm
Zpl. im gleichen Raum	3300 Individuen	1530 Individuen.

Im allgemeinen schwankten die berechneten Räume zwischen 30 ccm bis 100 ccm, mit einem entsprechenden Mehrgehalt an Nannoplancton. Selbst wenn wir einen gewissen Verlust an Polyarthren und Anuraeen in Anschlag bringen, fallen die Werte wesentlich anders aus als wie in Teichen. Aus den Angaben Dieffenbachs wurden folgende Werte berechnet: Auf 1 Rotator entfielen ccm (Tab. 10, S. 30).

Schatten:	0 m : 11,5 ccm	$^1/_2$ m : 7 ccm	1 m : 13 ccm
Zpl.:	4670 Indiv.	3250 Indiv.	9300 Indiv.
Sonne:	0 m : 18 ccm	$^1/_2$ m : 6 ccm	1 m : 20 ccm
Zpl.	7500	6500	6900.

Einem Rotatorindividuum steht im Zugersee im allgemeinen ein größerer Wohnraum zur Verfügung als wie in Teichen, von den beiden stärksten, oben angeführten Anhäufungen abgesehen. Dies kann damit zusammenhängen, daß die Cyclotellen eine nicht so günstige Nahrung darstellen wie die Flagellaten in den Teichen. Wir dürfen Teich und See nicht ohne weiteres vergleichen. Wenn wir das Zentrifugenplancton, die Nahrungsquelle der Rotatorien auf seine Zusammensetzung hin prüfen, so finden wir, daß im Zugersee von 21 Komponenten sieben Flagellaten sind, wovon nur *Chromulina* und *Mallomonas* Bedeutung haben.

In den Lauerschen Teichen sind nach Dieffenbach hingegen von 20 Formen die Hälfte aktiv bewegliche Organismen, Flagellaten und Chlorophyceen. Auch tritt der saprophytische Charakter der Teichformen in den Vordergrund, es dominieren *Cryptomonas* und deren biologische Verwandte, deren Bedeutung im klaren und reinen Zugersee

gänzlich zurücktritt; sie sind in ihrem Auftreten an gedüngtes Wasser gebunden. Dabei fielen in unserem See die Schwärmsporen fast ganz weg, Chlamydomonaden spielen eine untergeordnete Rolle.

Im Zugersee scharen sich die Rotatorien in einem bestimmten Horizonte zusammen, dessen Tiefenlage von der Lichtintensität und von der Transparenz bedingt erscheint. Die Flagellaten zeigten gleichfalls phototaktische Bewegungen. Nur ließen sich im Zugersee die Ortsverschiebungen beider Gruppen nicht aufeinander zurückführen, die Amplituden der Wanderungen sind nicht die gleichen. In Tümpeln sind die Wohnverhältnisse enge und gedrängte. Der Kontakt zwischen den verschiedenen Formenkreisen ist ein inniger. Ist in den Seen genügend Bewegungsfreiheit vorhanden, so erscheint in den Kleingewässern alles zusammengedrängt. Die Transparenz kann bei weitem nicht die Rolle spielen wie in tiefen Seen. Es steht nichts dagegen, wenn die Tiefenlage des Rotatorienmaximums mit der des Flagellatenmaximums zusammenfällt, infolge der beschränkten Ausdehnungsmöglichkeit. Beide Gruppen zeigen Phototaxis, beide stellen sich in eine gewisse Tiefe ein, die für beide in Teichen die gleiche ist. Für den Zugersee müssen wir dann annehmen, daß genügend Nahrung vorhanden ist, um eine Zusammenhäufung in einem bestimmten Niveau zu ermöglichen, was im Anblick obiger Zahlen wahrscheinlich ist. Selbst wenn wir einen gewissen Verlust an Rotatorien beim Fang usw. in Anschlag bringen, so fallen die berechneten Räume bedeutend größer aus als in Teichen, ein Verhalten, das sich auf die Zusammensetzung der Nahrung zurückführen läßt.

Zusammenfassung.

Das Nanno- oder Zentrifugenplancton des Zugersees zeigte im Sommer und Herbst eine charakteristische Schichtung. Die untere Grenze liegt in dieser Jahreszeit bei rund 80 m. Die Vertreter des Nannoplanctons, die in dieser Tiefe sich noch finden, wurden gestellt von den Schizophyceen (*Chroococcus* und *Gomphosphaeria*) und den Diatomeen (Cyclotellen). Die Flagellaten (*Chromulina ovalis*) scheinen auf die oberen 40—50 m beschränkt zu sein. Sie zeigen aktive phototaktische Wanderungen. Gegen den Herbst hin prägen sich die optimalen Zonen der Komponenten des Nannoplanctons immer deutlicher aus (*Chroococcus*, *Gomphospaeria*, *Binuclearia*, Cyclotellen). Diese ist für jeden Vertreter specifisch und scheint bestimmt durch die jeweilige Transparenz und Lichtquantität. Die winterlichen Convectionsströmungen heben diese Schichtung auf und es tritt im See eine Ver-

teilung des Zentrifugenplanctons ein, die sich ohne ausgeprägtes Maximum von der Oberfläche bis zum Grunde erstreckt (0—200 m). Im Mai ist die sommerliche Tiefengrenze von rund 70—80 m wieder hergestellt.

Unter Berücksichtigung der Angaben Burckhardts können für das Zooplancton des Zugersees folgende Sätze aufgestellt werden. Die Verteilung der Copepoden, Cladoceren und Rotatorien ist an das Vorhandensein geformter Nahrung gebunden. Die Tiefengrenze der Copepoden erfährt in ihrem saisonellen Verlauf entsprechende Verlegung wie die der geformten Nahrung. Dieser Satz schließt die Annahme des Pütterschen Ernährungsmodus aus.

Der Lichtwechsel löst die täglichen Wanderungen der Copepoden, Cladoceren und Rotatorien aus, der Transparenzwechsel entsprechende Verschiebung der Tiefenlage des Rotatorienmaximums. Die maximale Anhäufung der Rotatorien in bestimmtem Horizonte scheint durch die Lichtintensität und Transparenz bedingt und nicht von der Nahrung bestimmt zu sein, ist außerdem ein specifischer für die verschiedenen Vertreter der pelagischen Rädertiere.

Leipzig, im Mai 1913.

Literatur.

A. Äppli, Beiträge zur geol. Karte der Schweiz. Lief. XXXIV. 1894.

C. Apstein, Vergleich der Planctonproduktion in verschiedenen holsteinischen Seen. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1894.

— Das Süßwasserplancton 1896.

H. Bachmann, Die Planctonfänge mittels der Pumpe. Biol. Centralblatt. Bd. XX. 1900.

— Beitrag zur Kenntnis der Schwebeflora der Schweizer Seen. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.

— Das Phytoplancton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees. Mitt. der nat. Ges. Luzern. Hft. VI. 1911.

W. Bally, Der Obere Zürichsee. Beiträge zu einer Monographie. Inaug.-Diss. Zürich. Arch. f. Hydrobiologie u. Planctonkunde. Bd. III. 1907.

Brehm, Einige Beobachtungen über das Zentrifugenplancton. Internat. Rev. usw. Bd. III. 1910/11.

A. Brutschy, Monographische Studien am Zugersee. Arch. f. Hydrobiologie u. Planctonkunde. Bd. VIII. 1912.

G. Burckhardt, Faunistische und systematische Studien über das Zooplancton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Revue Suisse de Zool. T. VII. 1899.

— Quantitative Studien über Zooplancton des Vierwaldstättersees. Mitt. d. nat. Ges. Luzern 1910.

G. Burckhardt, Hypothesen und Beobachtungen über die Bedeutung der verticalen Planctonwanderung. Internat. Revue usw. Bd. III. 1910./11

H. Dieffenbach und R. Sachse, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue usw. 1912.

Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1900.

B. Eifferth, Einfachste Lebensformen. Braunschweig 1909.

O. Frey, Talbildung und glaciale Ablagerungen zwischen Emme und Reuss. Neue Denkschrift der schweiz. nat. Ges. Bd. XLI. 1907.

Br. Hofer, Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee. Bodenforschungen. Lindau 1896.

Hudson und Gosse, The Rotifera. 2 Bde. u. Suppl. 1886—89.

R. Kolkwitz und M. Marsson, Grundzüge für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna. Mitt. der Königl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung u. Abwässerbeseitigung 1902.

H. Krätzschmar, Über den Polymorphismus von Anurea cochlearis. Internat. Revue usw. 1908.

V. Langhans, Über das Zooplancton der südlichen Alpenseen und die Variation von Asplanchna priodonta Gosse. Sitzungsbericht d. deutschen naturw. med. Ver. für Böhmen »Lotos« in Prag. Bd. XXV. 1905.

— Planctonprobleme. Lotos. Bd. LXII. Hft. 6.

E. Lemmermann, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg.

H. Lohmann, Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plancton. Wissensch. Meeresuntersuch. N. F. Bd. X. Kiel 1908.

— Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen hierüber. Internat. Revue usw. Bd. II. 1909.

H. Lozeron, La répartition verticale du Plancton dans le lac de Zurich de décbr. 1900 à décbr. 1901. Inaug. Diss. Zürich. Vierteljahrsschrift d. nat. Ges. Zürich 1902.

Th. Nussbaumer, Über die Verunreinigung von Seen durch Einleitung stätdischer Abwässer mit spezieller Berücksichtigung des Zugersees. Vierteljahrsschrift d. nat. Ges. Zürich 1909.

U. Ostwald, Zur Theorie des Planctons. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1912.

— Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planctologie, insbes. über die Bedeutung des Begriffes der inneren Reibung des Wassers für dieselbe. X. Plöner Forschungsbericht 1903.

Penck und Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1909.

A. Pfenniger, Beiträge zur Biologie des Zürichsees. Inaug.-Diss. Zürich 1902.

A. Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1910.

E. Richter, Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verh. d. 9. deutsch. geog. Tages zu Wien. 1891.

F. Ruttner, Über tägliche Tiefenwanderungen von Planctontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. Intern. Revue usw. Bd. II. 1909.

Schröter und Kirchner, Die Vegetation des Bodensees. Bodenseeforschungen. Lindau 1896—1902.

Schröter und Vogler, Variationsstatistische Untersuchungen über Fragillaria crotonensis usw. Vierteljahrsschrift d. nat. Ges. Zürich. 1901.

A. Steuer, Planctonkunde. Leipzig 1910.

A. WEISMANN, Das Tierleben im Bodensee.

C. WESENBERG-LUND, Von der Abhängigkeit zwischen Bau der Planctonorganismen und dem specifischen Gewicht des süßen Wassers. Biol. Centralblatt. Bd. XX. 1900.

— Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplancton usw. Intern. Revue usw. III. Biol. Supp,l. Bd. I. 1910.

R. WOLTERECK, Notiz über Plancton und Seenausfluß. Intern. Revue usw. Bd. III. 1910.

— Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren und die Rolle des »Zentrifugenplancton« im Süßwasser. Intern. Revue usw. Bd. I. 1910.

O. ZACHARIAS, Untersuchungen über das Plancton der Teichgewässer. Plöner Forschungsber. Bd. VI. 1898.

— Über einige biologische Unterschiede zwischen Teichen und Seen Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

R. WOLTERECK, Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursache der sogen. »Schwebe-Fortsätze« pelagischer Cladoceren. »Zoologica«- Hft. 67. 1913.

EINAR NAUMANN: Nannoplanctoniska cycloteller i sydsvenska insjöar såsom en viktig factor i planctons närigsbiologi. Botaniska Notiser for År 1912.

E. PRINGSHEIM, Kulturversuche mit chorophyllführenden Mikroorganismen. 3. Mitteilung. Zur Physiologie der Schizophyceen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen.

Erklärungen zu den Kugelkurven.

Fig. 3. Kugelkurve der Cyclotellen, die mittlere Volksdichte darstellend.

Untere Kurve stellt den saisonellen Verlauf der plasmaerfüllten Cyclotellen dar. Obere fast die plasmaerfüllten und leeren Cyclotellen der jeweils von lebenden Individuen erfüllten Räume zusammen. Es sind also die leeren absinkenden Schalen im Sommer, die sich unter der Zone von 60 bis 70 m befinden, nicht einbezogen. Die Zahlen geben die mittlere Größe aus sechs Fängen von 10 ccm (0—50 m) wieder. Zone 50—70 m konnte vernachlässigt werden. Die mittlere Wohndichte des Winters mußte auf die mittlere Wohndichte umgerechnet werden, um direkt vergleichbare Werte zu erhalten (siehe S. 643).

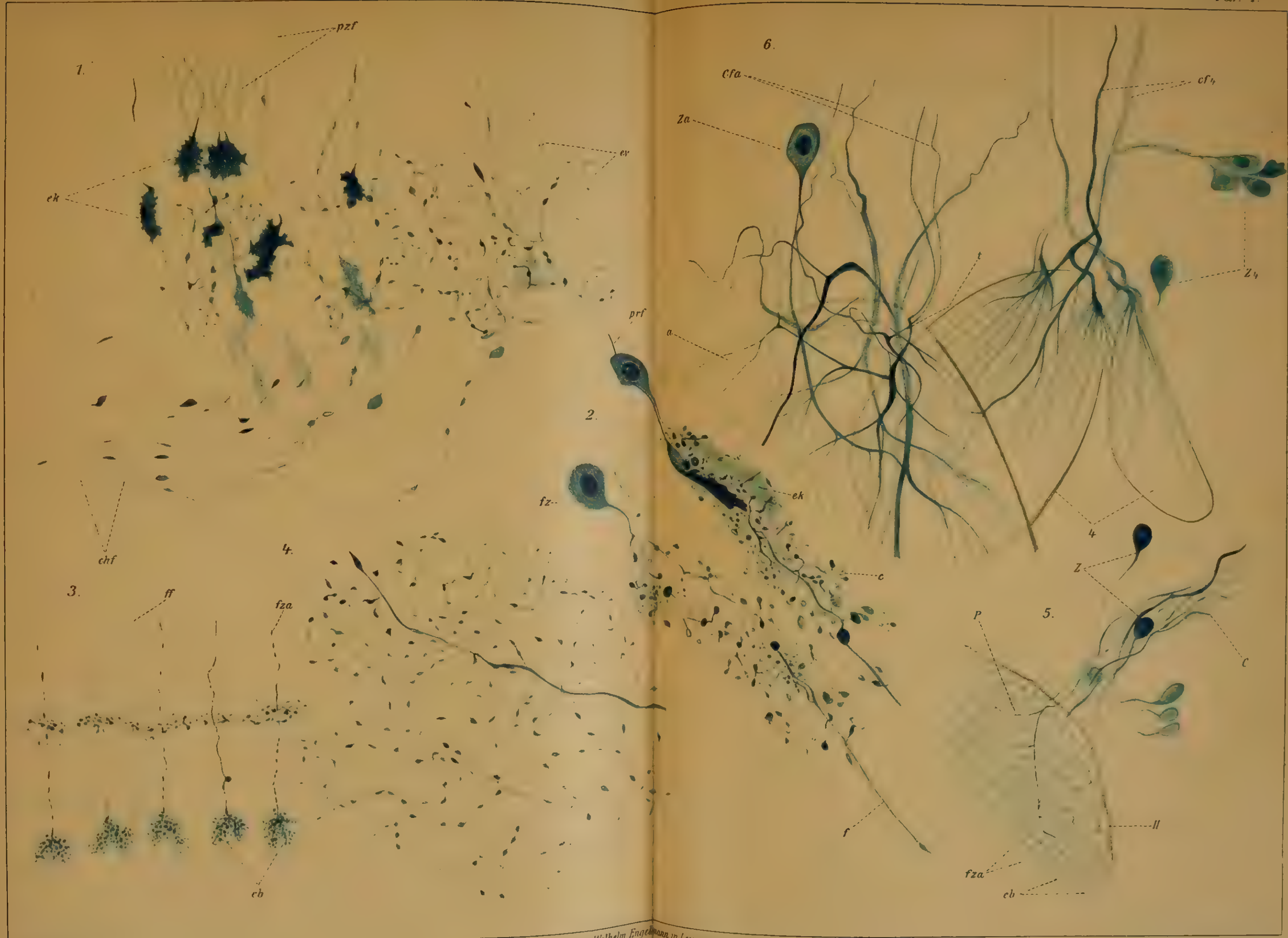
Fig. 5. 1) Obere Kugelkurve: — *Chromulina ovalis*; .... *Mallomonas.*

Die Spaltung dieser Kugelkurve in den Wintermonaten stellt das Auseinanderfallen der mittleren Wohndichte und Volksdichte dar (S. 643).

Der untere Kurventeil drückt die mittlere Zahlengröße aus sechs Fängen zu 10 ccm aus, bezogen auf den jeweils bewohnten Raum (Wohndichte). Er muß naturgemäß geringere Werte aufweisen als die Kugelkurve der mittleren Volksdichte, da wir hier die durch die Convectionsströmungen auseinandergezogene Verteilung uns zusammengeschoben denken auf die kleineren sommerlichen Räume, um so direkt vergleichbare Zahlen mit denen des Sommers zu erhalten.

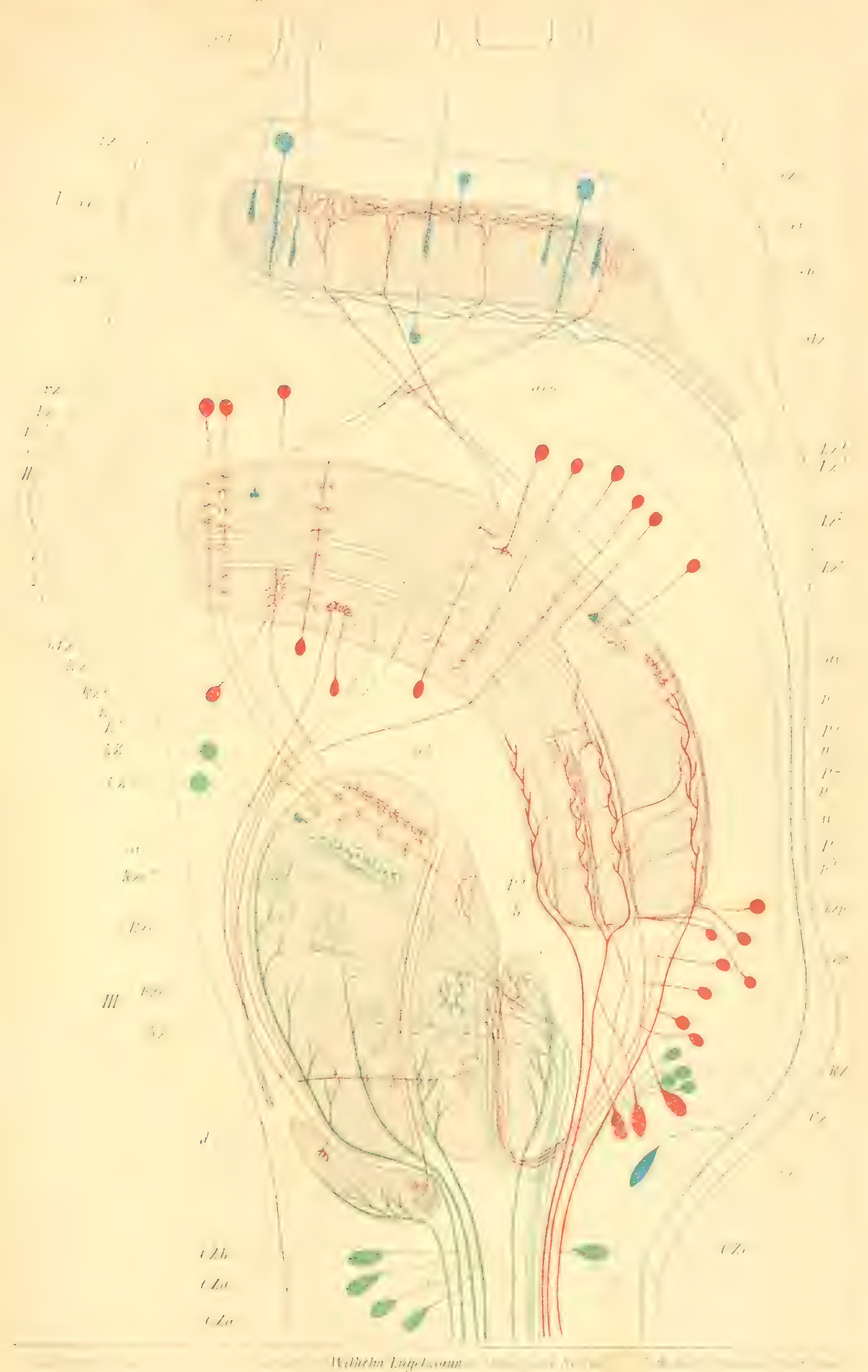
2) Kugelkurve von *Chroococcus limneticus* var. *carneus.* Für die Spaltung der Kurve gilt gleiches wie bei *Chromulina.*

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



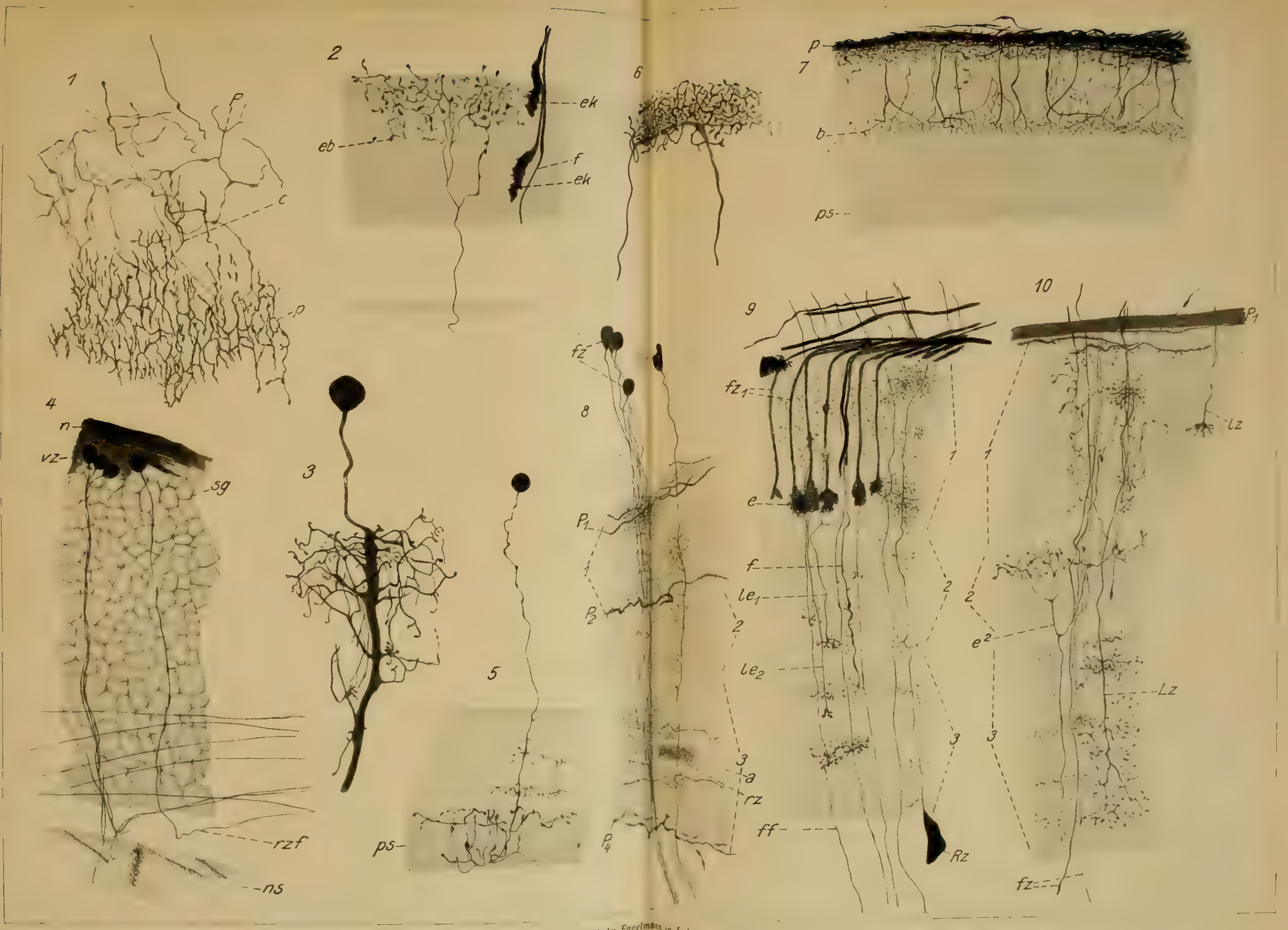
A. Zawarzin pinx.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



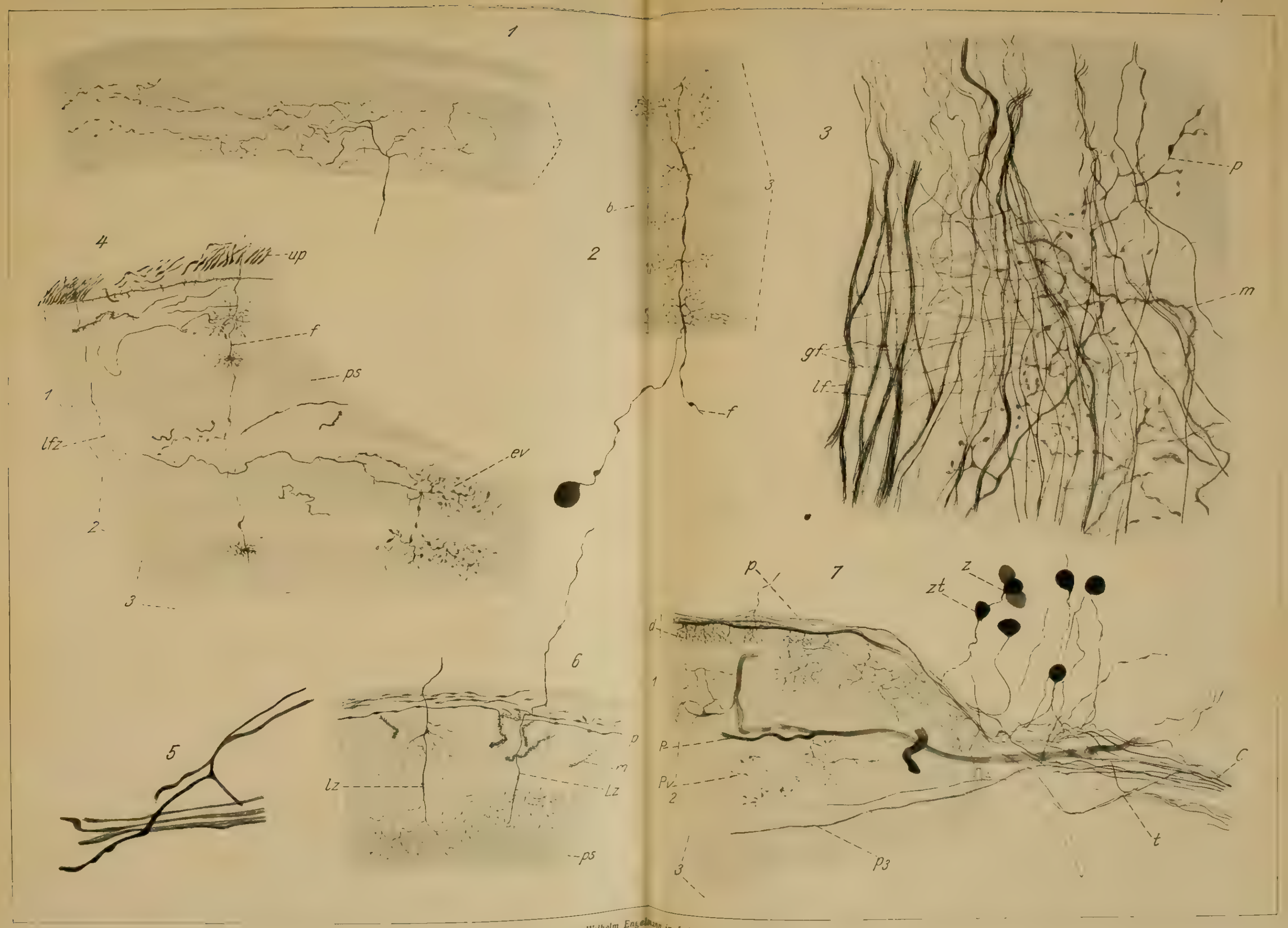


Wilhelm Engelmann




1
p
c
p
2
ek
eb
f
ek
6
p
7
b
ps
4
n
vz
sg
rzf
ns
3
5
ps
fz
8
P_1
P_2
P_4
2
3
a
rz
9
fz_1
e
f
le_1
le_2
ff
Rz
10
P_1
lz
e^2
Lz
fz





A. Zawarzin pinx.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.





A. Zawarzin pinx.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.





A. Zawarzin pinx.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.



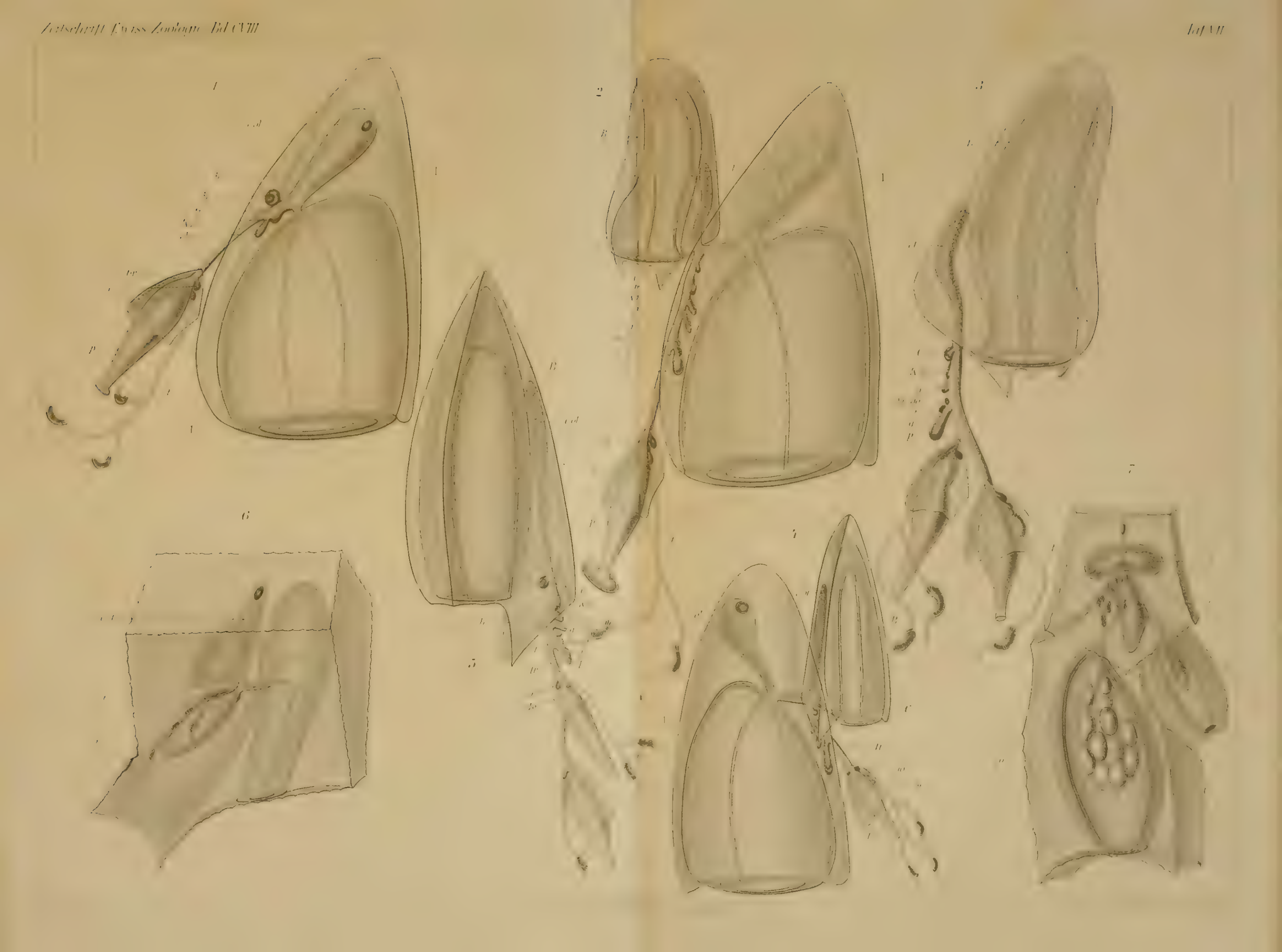














Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Stellwaag gezeichnet.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.





Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.



36 40 44 48

37 41 45 49

38 42 46 50

39 43 47 51

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

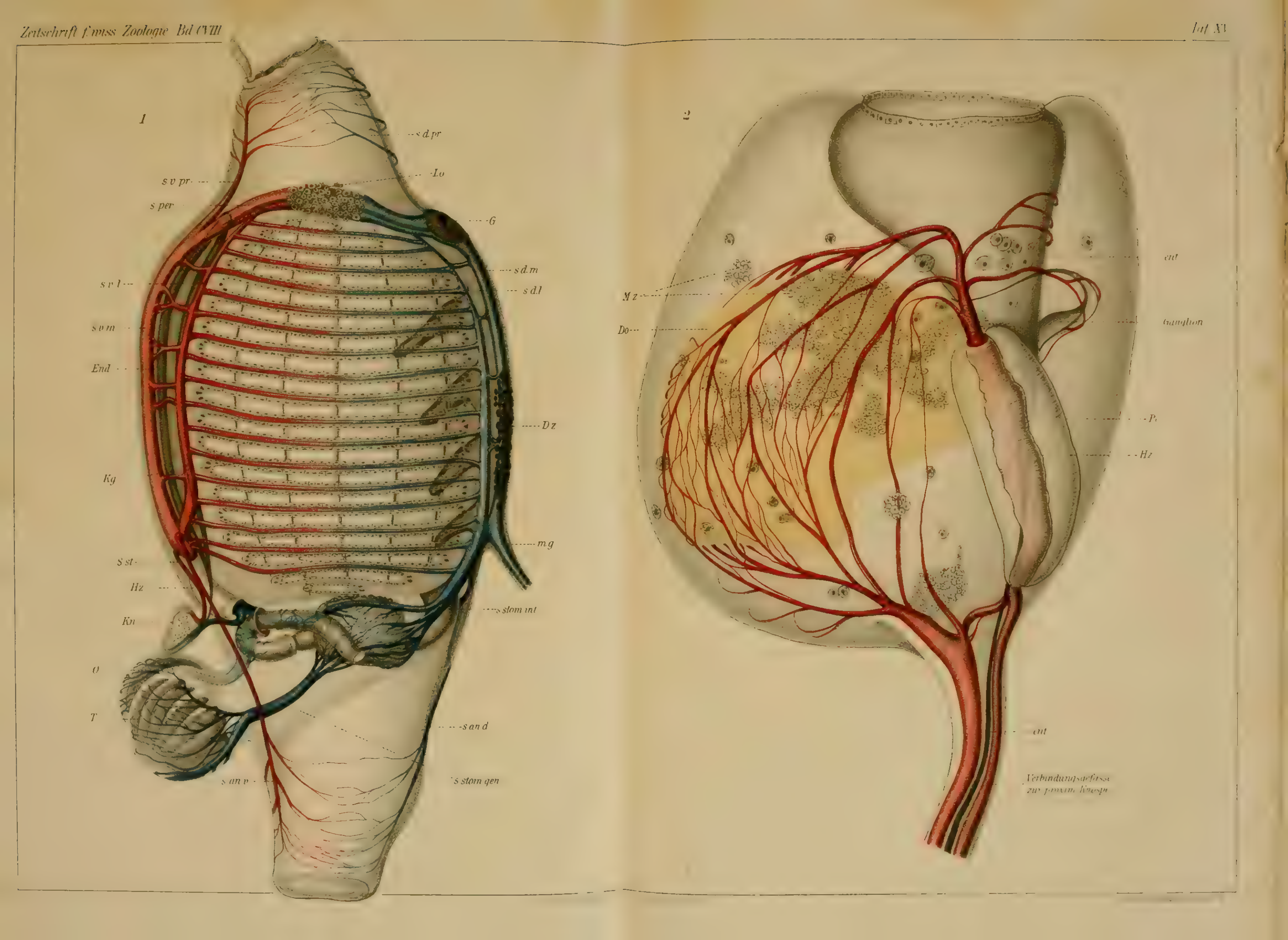




Fig. 52. Fig. 55 Fig. 57. Fig. 58. Fig. 59. Fig. 60. Fig. 61. Fig. 53. Fig. 56. Fig. 54. Fig. 62. Fig. 63. Fig. 64. Fig. 65. Fig. 66.

Stellwaag gezeichnet. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.




1
s d.pr
s v pr
Lo
s per
G
s d.m
s d.l
s v l
s v m
End
Dz
Kg
m g
S st
Hz
Kn
s stom int
O
T
s a n d
s an v
s stom gen
2
ent
M z
Do
Ganglion
P
Hz
ent
Verbindungsgefässe zur proxim. Knospe



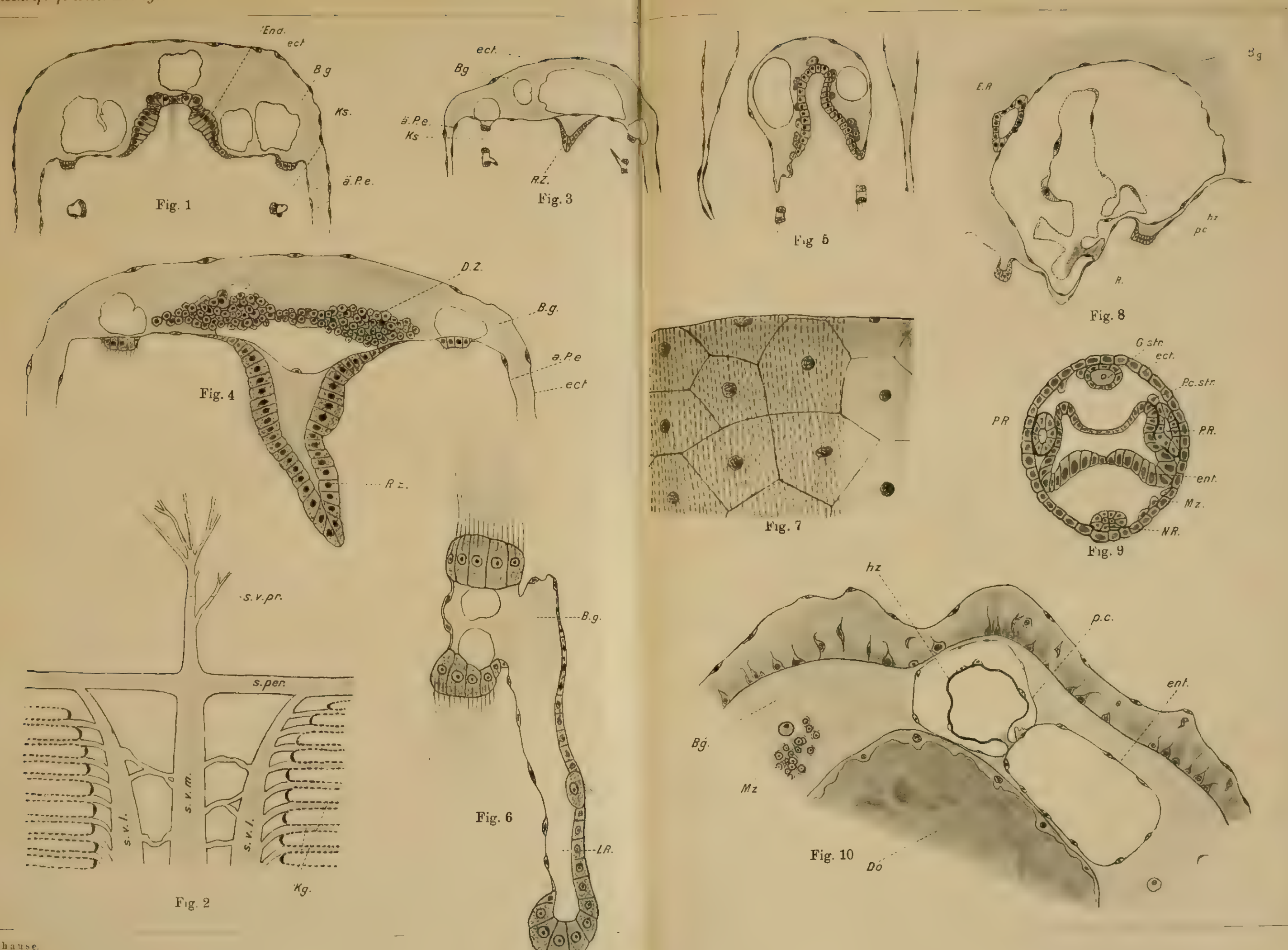


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

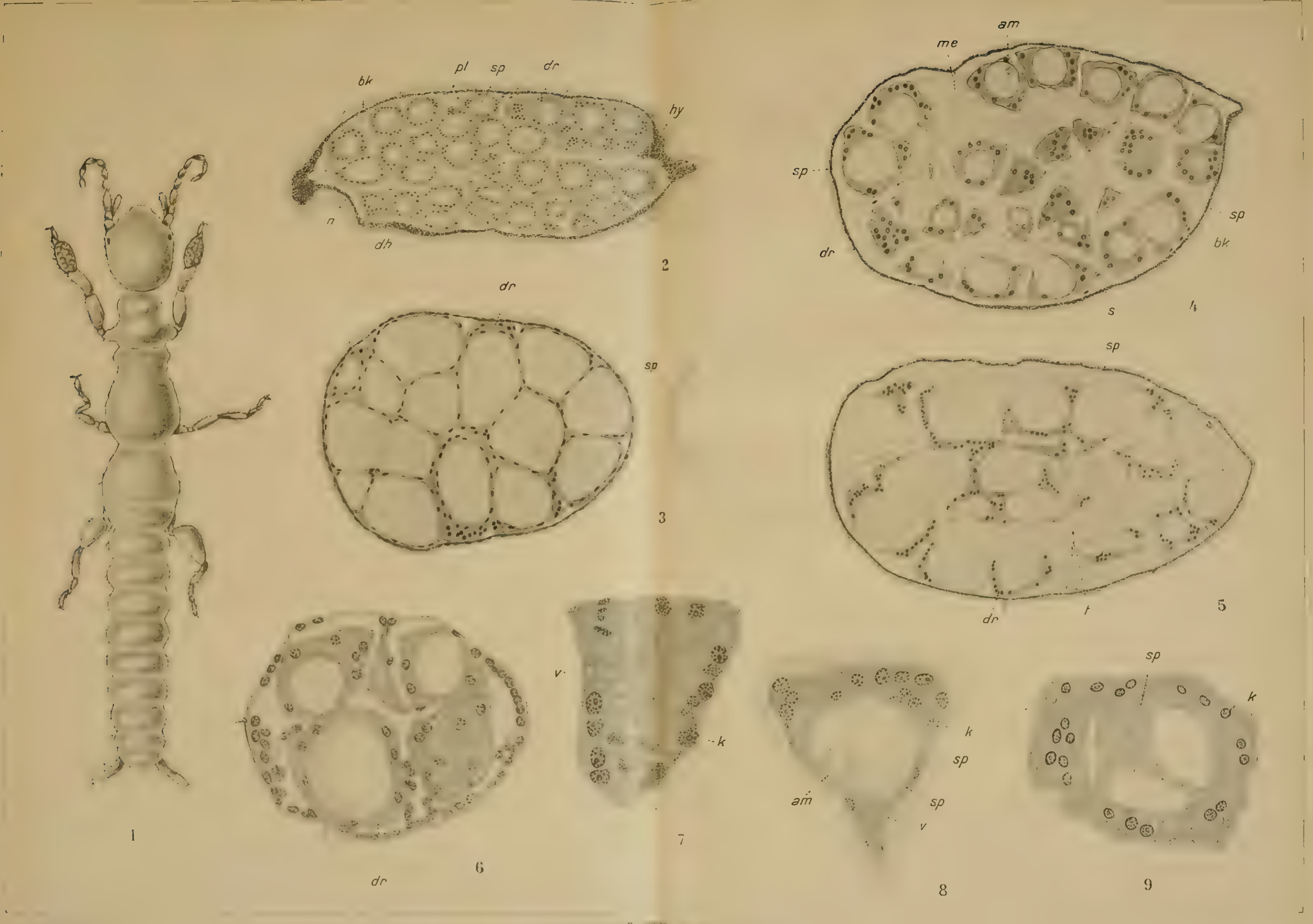
Fig. 9

Fig. 10

Burghause.

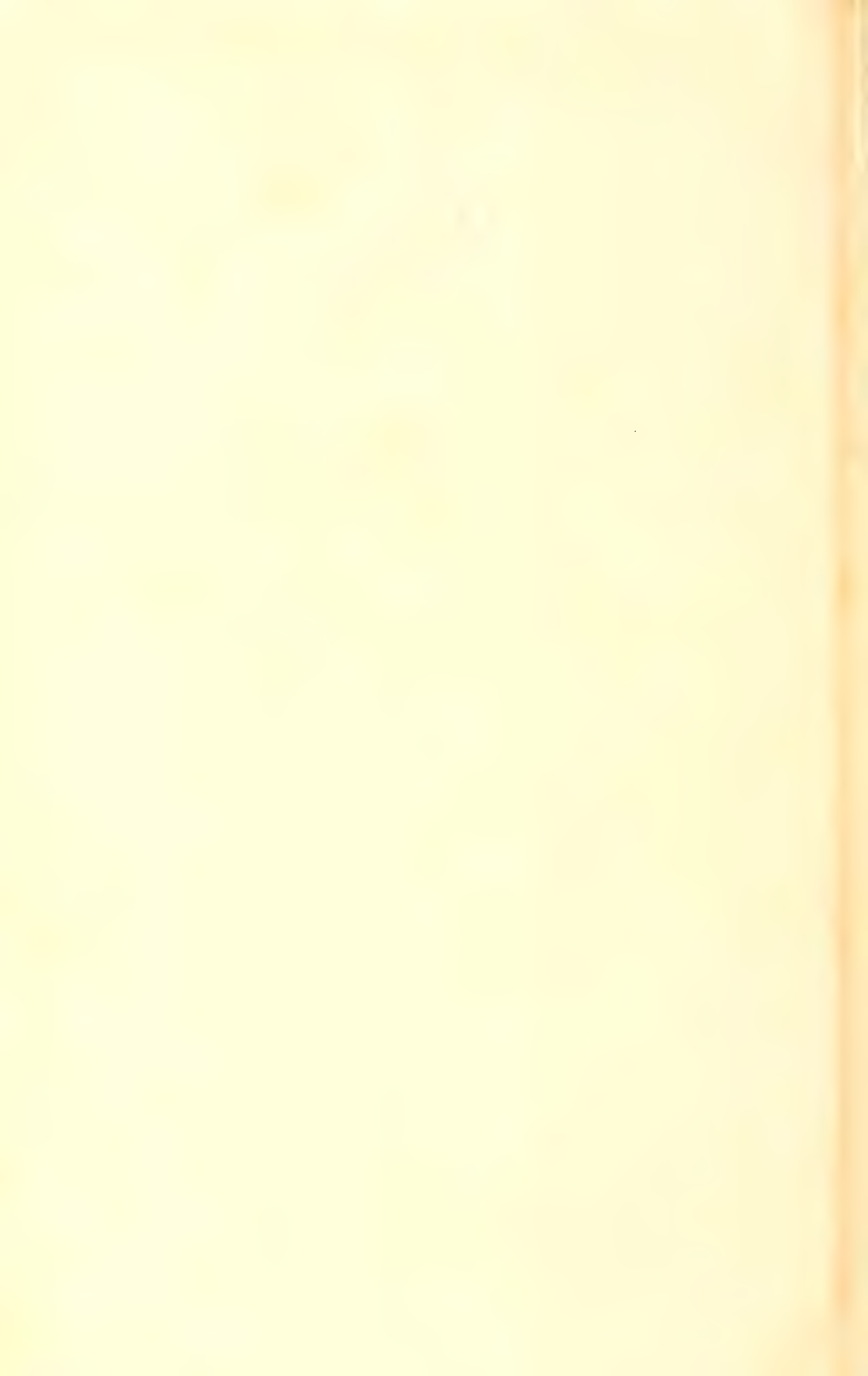
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin

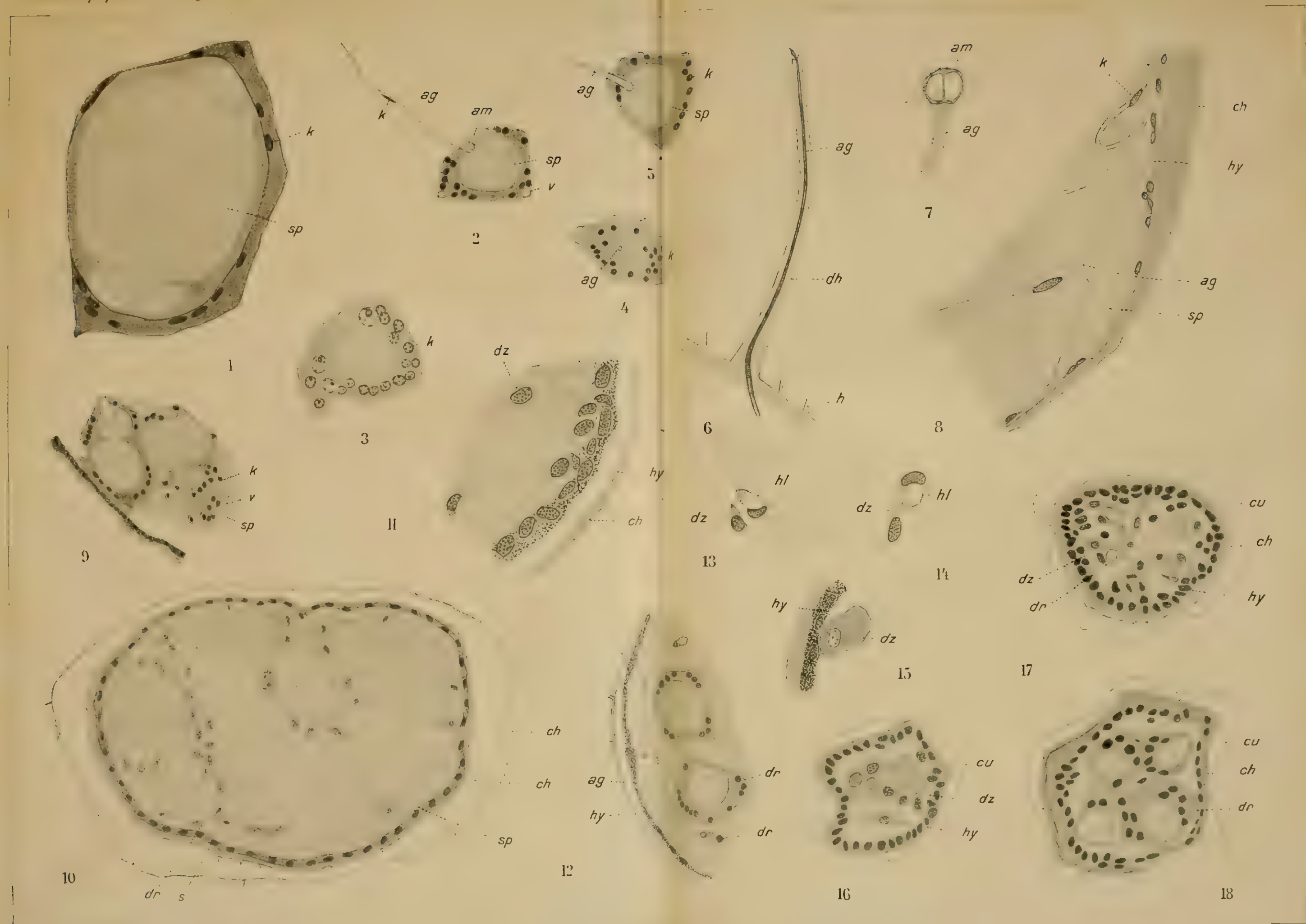




Rimsky-Korsakow

Verlag von Wilhelm En... ...ann in Leipzig und Berlin.




k
sp
1
ag
k
am
sp
v
2
ag
k
sp
3
ag
k
4
ag
dh
h
6
am
ag
7
k
ch
hy
ag
sp
8
k
3
k
v
sp
9
dz
hy
ch
11
hl
dz
13
hl
dz
14
cu
ch
dz
dr
hy
17
hy
dz
15
ch
ch
sp
10
dr
s
ag
hy
dr
dr
12
cu
dz
hy
16
cu
ch
dr
18







